

UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE
AVES DEL SOTOBOSQUE EN TRES ALTURAS
DIFERENTES SOBRE EL FLANCO PACIFICO
DE LA CORDILLERA OCCIDENTAL DE
COLOMBIA**

DIEGO ANDRÉS CARANTÓN AYALA

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2017

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE AVES DEL SOTOBOSQUE EN TRES ALTURAS DIFERENTES SOBRE EL FLANCO PACIFICO DE LA CORDILLERA OCCIDENTAL DE COLOMBIA

DIEGO ANDRES CARANTÓN AYALA

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias – Biología

Director
F. GARY STILES Ph. D

Línea de Investigación:
Ecología

Grupo de Investigación en Ornitología

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2017

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia, al programa de Maestría en Ciencias – Biología y a sus profesores por enseñanzas y acogerme como integrante de la comunidad universitaria.

Al Profesor F. Gary Stiles por sus consejos, motivación y asesoría, así como por las charlas y por sus valiosas enseñanzas sobre las aves, que han hecho que me apasione aún más por la Ornitología.

A Héctor Velásquez Lema, director del Parque Nacional Natural Las Orquídeas, por su valioso apoyo, amistad y las enriquecedoras charlas en torno a la conservación; así como por permitirme conocer las bellezas del PNN Orquídeas.

Al equipo del Parque Las Orquídeas: Arley Duque, Walter Quiceno, Alirio Montoya, Javier Serna, Euclides Oliveros, Amado Pérez, Mario Piedrahita, Marisela Piedrahita y Juan Alberto Gonzales, por su valiosa compañía, ayuda y apoyo durante las salidas de campo.

A Fredy Montoya por su apoyo y hospitalidad en la fase de campo en el sector de Morro Pelado, municipio de Abriaquí.

A Don Ovidio Álvarez (Q.E.P.D.) por sus consejos y enseñanzas para afrontar los recorridos y la imponente topografía del parque, así como por las valiosas y amenas charlas que dejaban ver su pasión por la conservación.

Al fondo Internacional de Becas para monitoreo de Comunidades de aves Neotropicales de la AOU (American Ornithologist Union) por financiar parte de esta investigación.

A Juan Pablo López, Oscar Marín, Alejandro Pinto y Diego Cueva por el préstamo de materiales, identificación de vocalizaciones y apoyo con algunas imágenes, a los compañeros del Grupo de Ornitología de la Universidad Nacional por comentarios, apoyo. Charlas y préstamo de equipos.

A mis padres por su apoyo, enseñanzas y acompañamiento incondicional durante mi proceso formativo como persona y profesional.

A Miguel Cesar Moreno por su amistad, asesoría y comentarios al diseño del proyecto.

A Parques Nacionales Naturales de Colombia por otorgar el permiso de investigación a través de la Autorización de Recolección en Parques Nacionales Naturales No 006 de 2016

Resumen

Las montañas del neotrópico ofrecen un escenario apropiado para entender la organización de las comunidades biológicas, el recambio de especies, la disposición en gremios y grupos taxonómicos y la diversidad. Conocer la riqueza a través de gradientes altitudinales permitiría entender como un escenario de cambio climático podría afectar la distribución de especies en los Andes. Este trabajo busca identificar el recambio en la composición, riqueza y organización gremial de las aves del sotobosque sobre un ámbito altitudinal (850 a 2700m) y la relación con la estructura de la vegetación del sotobosque en el PNN Las Orquídeas, ubicado en el flanco occidental al norte de la Cordillera Occidental de Colombia. Se seleccionaron tres franjas para la delimitación altitudinal (Venados 750-950m, Calles 1550-1800m, Morro Pelado 2500-2700m), en cada una se definieron áreas con cobertura de bosque en buen estado y se establecieron tres transectos de longitud promedio de 1 km. Por medio del método de puntos de conteo se registraron las aves observadas, se realizaron grabaciones de las vocalizaciones, además de la captura con redes de niebla como métodos complementarios. La estructura de la vegetación fue medida por medio del método de individuo más cercano. Los resultados muestran una composición de 184 especies de aves del sotobosque para toda la gama de elevaciones, con un pico en la riqueza y la diversidad en la elevación intermedia Calles (94 especies), seguida de la menor elevación Venados (80 especies) y luego una disminución a la mayor altitud (68 especies). La elevación intermedia comparte un número de especies con las elevaciones contiguas, pero se evidencia un alto recambio de especies a través del cambio de elevación. Se identificaron doce gremios de forrajeo, así como un patrón similar respecto al aporte del peso de cada uno dentro de la comunidad que se mantiene constante en las tres elevaciones. Las variables de vegetación (altura arbórea y cobertura arbustiva) están relacionadas y explican parte de la distribución de las especies de aves en las diferentes elevaciones. Los grupos de dieta más diversos muestran una disminución a elevaciones superiores, posiblemente debido a una menor productividad. La compleja topografía es un factor que influye en la composición en un gradiente. Una alta variación en la composición concentra las especies endémicas en ciertas franjas y un alto número de especies se afectaría frente a un escenario de cambio climático. Los bosques montanos del norte de la Cordillera Occidental albergan una alta diversidad de aves, resultado de la influencia de la diversidad de las zonas biogeográficas de los Andes y el Choco biogeografico.

Palabras Clave: Comunidades de aves, elevación altitudinal, gremio, recambio, Sotobosque.

Abstract

The neotropical mountains offer an appropriate scenario to understand the organization of biological communities, the exchange of species, the disposition in guilds and taxonomic groups and diversity. Knowing the richness through altitudinal gradients would allow us to understand how a climate change scenario could affect the distribution of species in the Andes. This work seeks to identify the change in the composition, richness and guild organization of understory birds over an altitudinal range (850 to 2700m) and the relationship with the vegetation structure of the understory in the National Natural Park Las Orquídeas, located on the western flank of the north of the western Andes of Colombia. Three strips were delimited for the altitudinal delimitation (Venados 750 -950m, Calles 1550-1800m, Morro Pelado 2500-2700m), in each area, I defined forest cover in good condition and three transects of average length of 1 km. The point-count method was employed, as well as the recordings of the vocalizations and the capture with mist nets as complementary methods. The structure of the vegetation was measured by the method of the closest individual. The results show a composition of 184 species of understory birds for the entire range of elevations, with a peak in richness and diversity at the middle elevation Calles (94 species), followed by the lowest elevation Venados (80 species) and decreases with increasing altitude (68 species). The middle elevation shares a number of species with contiguous elevations, but a high changeover of species through elevation change is evident. Twelve guilds of foraging registered, as well as a similar pattern regarding the contribution of the weight of each one within the community that remains constant in the three elevations. The vegetation variables (tree height and shrub cover) are related and explain part of the distribution of bird species in the different elevations. The diet groups most diverse decreases at higher elevations, possibly due to lower productivity. The complex topography is a factor that influences the composition in a gradient. A high variation in the composition concentrates the endemic species in certain bands and a high number of species would be affected in the face of a climate change. The montane forests of the northern Cordillera Occidental harbor a high diversity of birds, a result of the influence of the diversity and the biogeographic zones of the Andes and biogeographic Choco.

Key words: bird communities, elevation, guild, turnover, understory.

Contenido

Resumen	V
Lista de Figuras	IX
Lista de Tablas	X
Introducción	11
Objetivos	14
Objetivo General.....	14
Objetivos Específicos.....	14
Hipótesis.....	14
Capítulo 1	15
Composición, abundancia y diversidad de las comunidades de aves del sotobosque en tres elevaciones del flanco pacífico del norte de la Cordillera Occidental.	15
Introducción	15
Área de Estudio.....	17
Sitios de estudio (elevaciones seleccionadas)	20
Métodos.....	21
Métodos de Muestreo	21
Esfuerzo de muestreo	23
Análisis de datos	24
Resultados	25
Discusión.....	34
2. Capítulo 2	40
Estructura del hábitat de sotobosque en tres elevaciones del flanco pacífico del norte de la Cordillera Occidental	40
Introducción	40
Área de Estudio.....	42
Sitios de estudio (elevaciones seleccionadas)	43
Métodos.....	43
Caracterización de la vegetación	43
Análisis de Datos	45
Resultados	47
Discusión.....	53
3. Capítulo 3	57

Grupos tróficos y gremios de forrajeo de aves del sotobosque como función organizadora de las comunidades de aves sobre el flanco pacífico al norte de la Cordillera Occidental de Colombia.	57
Introducción	57
Área de Estudio	59
Sitios de estudio (elevaciones seleccionadas)	60
Métodos	61
Métodos de Muestreo	61
Análisis de datos	63
Resultados	63
Discusión	69
4. Conclusiones y recomendaciones	74
4.1 Conclusiones	74
4.2 Recomendaciones	76
Bibliografía	77
Anexos	98

Lista de Figuras

Figura 1- 1: Localización del PNN Las Orquídeas	18
Figura 1- 2: Mapa de zonas de vida del PNN Las Orquídeas	19
Figura 1- 3: Panorama general de la coberturas de bosque y sotobosque de las tres elevaciones.	21
Figura 1- 4: Riqueza de las familias más representativas para las comunidades de aves del sotobosque	26
Figura 1- 5: Curva de acumulación de especies de aves con estimador de riqueza Chao 2 y Chao 1.	27
Figura 1- 6: Curva de acumulación de especies de aves con estimador de riqueza Chao 2 y Chao 1.	27
Figura 1- 7: Curva de acumulación de especies de aves con estimador de riqueza Chao 2 y Chao 1.	28
Figura 1- 8: Curvas de rarefacción basada en muestras (A) y en individuos (B) para las tres elevaciones estudiadas.	29
Figura 1- 9: Curvas de rango-abundancia de los ensambles de aves.	30
Figura 1- 10: Dendrograma de similitud de la avifauna del sotobosque en los transectos de cada elevación según el índice de Bray-Curtis.	31
Figura 1- 11: Variación de la abundancia de las especies dentro de las elevaciones.	33
 Figura 2- 1: Metodología del Individuo arbustivo más cercano para evaluar la estructura del Sotobosque.	45
Figura 2- 2: Boxplot de las variables de estructura de hábitat analizadas en cada elevación.	50
Figura 2- 3: Variación de las coberturas arbustivas y arbóreas respecto a la altura del dosel.	51
Figura 2- 4: Análisis de componentes Principales para las tres elevaciones según las seis variables de estructura de la vegetación del sotobosque	52
Figura 2- 5: Análisis de correspondencia canónica de las variables de estructura de vegetación y las comunidades de aves del sotobosque por transecto.	53
 Figura 3- 1: Peso de cada Grupo trófico dentro de las Comunidades de Aves del Sotobosque.	68
Figura 3- 2: Peso de cada Gremio de Forrajeo de las Comunidades de Aves del Sotobosque en las elevaciones evaluadas	69

Lista de Tablas

Tabla 1- 1: Ecosistemas y zonas de vida presentes en el PNN Las Orquídeas	19
Tabla 1- 2: Sitios de estudio en el PNN Las Orquídeas	20
Tabla 1- 3: Valores de Riqueza y Diversidad de las especies de aves del sotobosque en cada franja de elevación.....	25
Tabla 1- 4: Índice de similitud de Sørensen's en las comunidades de aves y número de especies compartidas entre las elevaciones (Venados, Calles y Morro Pelado).....	32
Tabla 1- 5: Índice de Whittaker de diversidad Beta muestra el recambio de especies entre las elevaciones.	34
 Tabla 2- 1: Variables de estructura de Vegetación.	 49
 Tabla 3- 1: Riqueza de aves de sotobosque por Gremio de Forrajeo (G.F.) en el flanco pacifico del norte de la Cordillera Occidental..	 67

Introducción

Las montañas tropicales albergan algunas de las comunidades animales y vegetales más ricas del mundo. Conocer como las especies se distribuyen espacialmente con respecto al gradiente de elevación y los tipos de hábitat ha sido uno de los retos base en la ecología (Whittaker 1975, Terborgh 1971, Diamond 1973). La compleja topografía de la Cordillera de los Andes comprende una amplia variedad de hábitats a través de su gradiente de elevación y su extensión, lo cual ha permitido una alta diversidad de especies de aves sobre todo su territorio (Terborgh 1971, Herzog *et al.* 2005, Herzog 2008).

El flanco occidental del norte de la Cordillera Occidental de Colombia representa esta riqueza típica de los Andes del norte; en la zona están reportadas aproximadamente 650 especies, y una tercera parte de las aves de Colombia se distribuyen en esta región del país (Echeverry 1986, Hilty y Brown 1986, Restall *et al.* 2006, Salaman *et al.* 2008, McMullan & Donegan 2014, Avendaño *et al.* 2017). La presencia de un continuo de bosque desde los 3000 metros hasta las tierras bajas del Pacífico por debajo de los 500 metros confieren a esta zona del país características propicias para el desarrollo de investigaciones sobre la organización y entendimiento de las comunidades animales y vegetales en la vertiente del Pacífico. La región ha presentado una pérdida de conectividad que se incrementó desde finales de la década de los 80's; allí el PNN Las Orquídeas ha actuado como un área núcleo de enlace entre los ecosistemas de zonas bajas hasta los sectores aislados de páramo de la cordillera. Las medidas de manejo y conservación son clave para la preservación de la continuidad de los ecosistemas en el gradiente altitudinal (PNN Orquídeas 2013).

La conformación de diferentes estratos en los bosques permite que las comunidades de aves se distribuyan espacialmente dentro de los diferentes niveles según sus hábitos y la disponibilidad de recursos proporcionados. El número de estratos del bosque y la amplitud de cada uno varía de acuerdo al tipo de bosque, pero generalmente se encuentran el dosel, el estrato medio y el sotobosque. Muy pocas especies reparten sus actividades en diferentes alturas dentro del bosque, por eso se observa de manera más general que se limiten a una altura definida dentro del bosque (Cohn-Haft 1995, Naka 2004). Dentro de su estrato cada especie trata de aprovechar al máximo los recursos suministrados a través de un conjunto de estrategias e interacciones con el entorno (Wong 1986, Rosselli 1994, Barlow *et al.* 2006, Manhaes *et al.* 2015)

El objeto de estudio de este trabajo son las comunidades de aves del sotobosque de la vertiente del Pacífico del norte de la Cordillera Occidental de Colombia. Las aves del sotobosque son aquellas que se distribuyen en el estrato inferior del bosque y pueden abarcar desde el nivel del suelo hasta aproximadamente 3 – 5 metros según el tipo y altura del bosque. Se caracterizan por presentar plumajes crípticos y opacos que les facilitan pasar desapercibidas; son de comportamientos furtivos; presentan principalmente cantos fuertes y diagnosticables; tienen capacidades de vuelo más limitadas, por esto son susceptibles a los efectos de la fragmentación debido a las restricciones fisiológicas y de comportamiento; son más fieles a sus hábitat siendo en general más especializadas y cuentan con representantes de varias familias y grupos tróficos (Bierregaard Jr & Lovejoy 1989), además son vulnerables a la fragmentación de hábitat reproductivo (Askins *et al.* 1990, Stouffer & Bierregaard Jr 1995 a, b).

Para entender la complejidad de los ecosistemas de los bosques tropicales se requiere el conocimiento de la composición de aves del sotobosque (Korfanta *et al.* 2012). Las aves del sotobosque son importantes en el mantenimiento de los bosques e intervienen en procesos de dispersión, polinización y control de poblaciones de insectos (Modest & Hassan 2017) entre otros. La persistencia de la mayoría de especies dentro de los hábitat de bosque está determinada por muchos factores, como la cobertura de dosel, la estratificación de la vegetación (Laurance 2004) y las condiciones climáticas (Visco, 2015), Modest & Hassan 2016).

Se reconoce que los componentes como estructura, composición y función proporcionan información acerca del estado de las comunidades y están influenciados por patrones ecológicos, ambientales y/o geográficos que varían con los gradientes ambientales; sin embargo el entendimiento de estos procesos es muy incompleto para la mayoría de los grupos biológicos, especialmente en regiones de alta biodiversidad como el Choco biogeográfico y las laderas Andinas.

El estudio de las distribuciones de especies en las montañas ha tomado un nuevo enfoque de cara a un escenario de cambio climático. Los paisajes de los gradientes altitudinales han experimentado parte de las transformaciones ocasionadas por las actividades humanas y por lo tanto la reorganización de las comunidades a nivel de especies y sus hábitats son respuestas al aumento de la temperatura o cambios en aspectos abióticos como la pluviosidad (Parmesan 2006, Martin 2007, Tingley *et al.* 2012, Freeman & Class Freeman 2014, Rosselli *et al.* 2017, Stiles *et al.* 2017). Aunque se asume que las comunidades biológicas pueden presentar grandes modificaciones para abordar los cambios climáticos, como reorganizaciones de las especies que las constituyen (Moritz *et al.* 2008, Sheldon *et al.* 2011), existe evidencia que algunas especies tropicales podrían ser totalmente intolerantes aun a

Introducción

pequeños cambios en la temperatura ambiental (Tewksbury *et al.* 2008). Algunas modelaciones predicen que los climas montanos tropicales, de la manera que existen actualmente pueden desaparecer al cabo de un siglo (Jankowski *et al.* 2009) y se evidenciaría una alteración de los ecosistemas a nivel de función y estructura (Grimm *et al.* 2013). La combinación de estas tres características (rangos de elevación restringidos, alta sensibilidad al cambio y mayor variación de cambios ambientales a través del gradiente) aporta para que estas regiones de inmensa biodiversidad sean especialmente vulnerables a cambios en el clima y enfrenten un mayor riesgo (Chen *et al.* 2011, Chaverri *et al.* 2016). La mayoría de especies endémicas de estos ecosistemas están confinadas en áreas muy pequeñas en el gradiente de elevación, adaptadas a condiciones climáticas estables, por lo tanto una disminución en las ya reducidas áreas disponibles con el incremento del límite de elevación superior de su distribución, afectaría las poblaciones y representaría un inminente riesgo de extinción (Janzen 1967, Ghalambor *et al.* 2006, Feeley *et al.* 2011).

Actualmente, para la mayoría de grupos biológicos se carecen de datos específicos a nivel local para lograr predicciones de cómo las especies y las comunidades responderán a regímenes de cambio climático, por lo tanto el entendimiento de la organización de las comunidades de aves a través del ámbito altitudinal podrá permitir identificar alteraciones que se presenten en el tiempo por causa de factores ambientales y climáticos y proporcionar herramientas para un seguimiento más detallado en el futuro. En aves se conoce para Colombia la modelación a gran escala de algunos posibles escenarios, algunos sugieren que el cambio climático puede alterar la riqueza y composición de especies de aves en todo el país (Velásquez-Tibatá *et al.* 2013), principalmente las elevaciones entre 1.000 y 3.000m presentarían las mayores disminuciones con porcentajes de pérdida entre 32% - 44% en la riqueza de especies (Velásquez-Tibatá *et al.* 2013). Esto provocaría una reorganización de las comunidades y un efecto en las interacciones de especies (Stralberg *et al.* 2009, Velásquez-Tibatá *et al.* 2013). Un mejor conocimiento de los rangos actuales y la capacidad de las especies para encontrar o desplazarse a hábitats disponibles es uno de los retos más grandes para la formulación de estrategias de conservación (Sekergioglu *et al.* 2012, Velásquez-Tibatá *et al.* 2013).

Con este estudio se espera conocer como están compuestas las comunidades de aves del sotobosque, como se relacionan con algunas variables de estructura de hábitat y como se organizan a nivel de grupos tróficos y gremios de forrajeo para establecer una imagen ecológica que permita definir cómo se pueden afectar por cambios en el hábitat y el paisaje (Kareiva & Wennergren 1995, Ruiz-Gutierrez *et al.* 2010). Las comunidades de aves del sotobosque pueden ser consideradas sensibles y útiles para la interpretación ecológica de las diferencias en las comunidades a través de un gradiente

Objetivos

Objetivo General

- Determinar y analizar la estructura de las comunidades de aves del sotobosque en relación a factores ecológicos a tres alturas diferentes sobre el flanco pacífico al norte de la Cordillera Occidental de Colombia.

Objetivos Específicos

- Determinar la diversidad y abundancia de las especies de aves del sotobosque a tres alturas diferentes sobre el flanco pacífico al norte de la Cordillera Occidental de Colombia.
- Determinar la estructura de la vegetación del sotobosque y su relación con las comunidades de aves en las zonas de vida presentes sobre la franjas altitudinales.
- Identificar, asignar y analizar las especies de aves dentro de grupos tróficos y gremios de forrajeo como función organizadora de las comunidades de aves del sotobosque a tres alturas diferentes sobre el flanco pacífico al norte de la Cordillera Occidental de Colombia.

Hipótesis

Si las variables de rango altitudinal y estructura de la vegetación del sotobosque influyen en la composición y organización gremial de las comunidades de aves del sotobosque, entonces existirán diferencias entre las comunidades en cada una de las elevaciones, con mayores valores en las elevaciones más bajas del gradiente.

Capítulo 1

Composición, abundancia y diversidad de las comunidades de aves del sotobosque en tres elevaciones del flanco pacifico del norte de la Cordillera Occidental.

Introducción

Para entender la estructura y organización de la avifauna del bosque tropical es importante tener una imagen completa de la comunidad de aves (Naka 2004), incluyendo las aves del sotobosque. Sin embargo, por muchos años, la avifauna del sotobosque permaneció prácticamente inexplorada y los estudios en el neotropico estuvieron limitados a especies comunes o fáciles de muestrear (MacArthur *et al.* 1966, Orians 1969, Karr 1971). Solo durante los últimos 30 años se ha evaluado la poco conocida y enigmática avifauna del sotobosque (Stouffer & Bierregaard Jr 1995b, Sieving *et al.* 1996, Naranjo & Chacon de Ulloa 1997, Young *et al.* 1998, Restrepo & Gómez 1998, Salaman 2001, Barlow *et al.* 2006).

Además, el poco reconocimiento de las vocalizaciones de varias especies que se tenía durante el siglo pasado restringió un conocimiento más detallado. Las investigaciones se enfocaron en el uso de redes de niebla como técnica principal. Este método puede obtener no más del 40% de las especies presentes en un bosque (Karr 1971, 1976, 1980; Terborgh 1971, 1977, 1985; Fogden 1972, Lovejoy 1975, Lovejoy *et al.* 1986, Wong 1986, Terborgh *et al.* 1990, Stiles y Rosselli 1998); y notan que tales investigaciones subestiman la abundancia de las especies: aves grandes y aves muy pequeñas fallan o evaden las redes y sobrestima la abundancia de especies con mayores desplazamientos respecto a forrajeros más sedentarios (Stiles & Rosselli 1998, Young *et al.* 1998).

La especialización de las aves genera una alta diversidad beta en paisajes montanos a través del gradiente de elevación y resulta en un rápido cambio en la composición del paisaje (Jankowski *et al.* 2009, McCain & Grytnes 2010). Paisajes con alta diversidad beta son comunes en los trópicos,

aunque poco estudiados (Jankowski *et al.* 2009, Freeman & Class Freeman 2014, Weinstein *et al.* 2014). Para entender este tipo de modelos, la riqueza de especies es la base inicial que permite analizar la estructura de comunidades de montaña en hábitats a diferente elevación, recambios en la composición, evaluar el estatus de conservación y determinar los requerimientos para la conservación de la biodiversidad montana (MacArthur & Wilson 1967, Connell 1978, Stevens 1989, Young *et al.* 1998, Gotelli & Colwell 2001). La riqueza de especies es la manera más simple de describir la diversidad de la comunidad y la diversidad regional (Magurran 1988, 2004).

Las zonas de vida son secciones más específicas de las condiciones presentes en las laderas de los sistemas montañosos, debido a que la orografía puede tener influencia sobre las condiciones ambientales locales (Young *et al.* 1998), por esto algunos de los aspectos a identificar son las variables ambientales y ecológicas que influyen en la diversidad (Jankowski *et al.* 2009, McCain & Grytnes 2010). Por ejemplo la humedad se relaciona altamente con el cambio en la composición de especies en algunos bosques de Costa Rica (Jankowski *et al.* 2009), así como la temperatura, precipitación, productividad, ecotono entre otras (Ghalambor *et al.* 2006, McCain & Grytnes 2010).

La diversidad Beta es considerada como la relación de riqueza de especies “alpha” y la riqueza regional “gamma” en base al recambio de especies, sin considerar las abundancias relativas de las especies (Whittaker 1975, Koleff *et al.* 2003), pero incluir la abundancia relativa de las especies permite una evaluación informativa más biológica, muestra un grado de especialización de hábitat entre especies y posiblemente un nivel de interacciones competitivas (Caley & Schuller 1997, Jankowski *et al.* 2009).

La disminución de la riqueza de especies a medida que se asciende en el gradiente de elevación es un modelo macroecológico ampliamente reconocido en los ecosistemas de montaña (Begon *et al.* 1990; Stotz *et al.* 1996, Lomolino 2001, McCain & Grytnes 2010) que se mantenía a través de los taxa, regiones y escalas espaciales. Estudios más detallados han logrado realizar ajustes respecto al área local y regional que influye en estos modelos y la forma de la relación (Rahbek 1995), y establecen que existen cuatro modelos: 1. Una disminución continua monotonica de la riqueza de especies con la elevación, 2. Una relación unimodal, con un aumento en la riqueza a elevaciones intermedias del gradiente (>300 m) con 25% más especies respecto a la base del gradiente, 3. Una alta diversidad continua en las elevaciones menores (tipo meseta) que posteriormente disminuye y 4. Alta riqueza a baja elevación con un pico en la diversidad a elevaciones intermedias (Rahbek

Capítulo 1

1995, Stotz *et al.* 1996, Stotz 1998, Brown 2001, Lomolino 2001, Kattan & Franco 2004, McCain & Grytnes 2010).

Los organismos no responden de manera directa al gradiente altitudinal, por lo tanto el hecho que se de uno u otro modelo depende de una variedad de factores y variables relacionadas con el gradiente, como clima o productividad (Terborgh 1971, Terborgh 1977, Brown 2001, Kattan & Franco 2004). Por ejemplo la competencia (directa y difusa) explica aproximadamente un 60% de los límites de distribución de las aves en los Andes (Terborgh 1971, Terborgh & Weske 1975), los ecotonos de la vegetación un 15% y factores variantes relacionados con el gradiente altitudinal otro 15% (Terborgh 1977, Terborgh 1985). Otros aspectos como la productividad, el epifitismo, oferta de recursos, inciden en la distribución de las especies dentro de la comunidad (Suarez Sanabria 2014), factores climáticos (temperatura), precipitación (McCain & Grytnes 2010) y la estructura de la vegetación altura-follaje (Graham 1983, Navarro & Leon-Paniagua 1995). En una escala local la diversidad responde a una variedad de factores ecológicos (Kattan & Franco 2004) y a una escala regional está fuertemente influenciada por el área (Rosenzweig 1995, Kattan & Franco 2004).

Área de Estudio

La zona de trabajo se localiza en el Parque Nacional Natural Las Orquídeas, ubicado en el noroccidente colombiano en el flanco occidental de la Cordillera Occidental y es el único PNN con jurisdicción completa en el departamento de Antioquia. Tiene una extensión aproximada de 32.000 has, de las cuales 7.223 (22,5%) pertenecen al municipio de Urrao, 23.232 (72,6%), al municipio de Frontino y 1.545 (4,8%) al municipio de Abriaquí. Se encuentra entre las coordenadas geográficas 6° 30' - 6° 41' de latitud norte, y 76° 07' - 76° 24' de longitud oeste y abarca un gradiente altitudinal entre los 300 y 3.550 m (PNN Las Orquídeas 2013) (Figura 1-1).

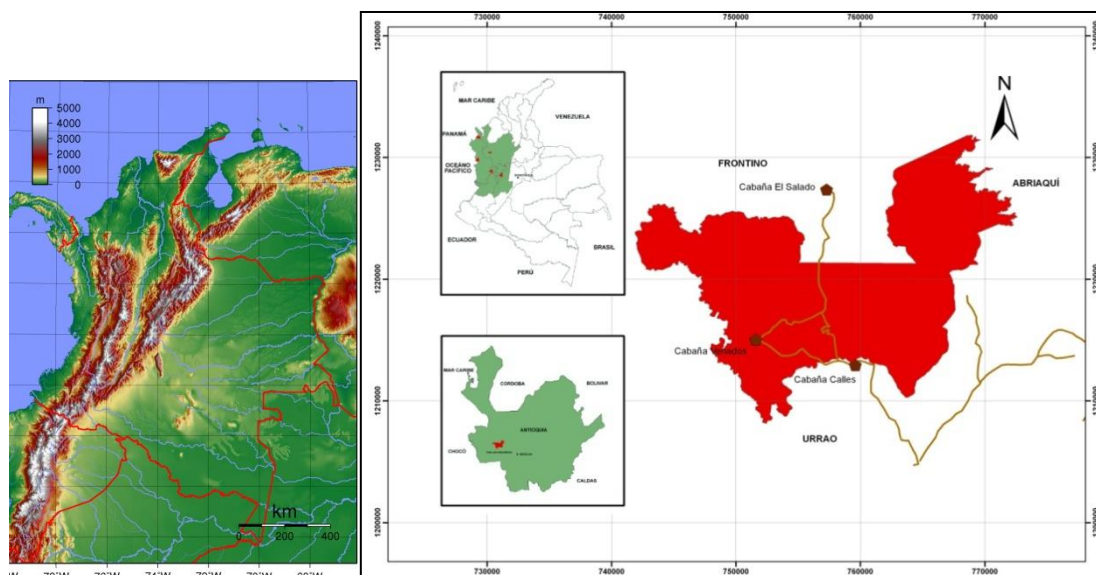


Figura 1- 1: Localización del PNN Las Orquídeas (PNN Orquídeas 2004)

El Parque se encuentra en el ámbito de la región Pacífica Colombiana, caracterizada como uno de los lugares de mayor precipitación, regulando una gran cantidad de agua que se manifiesta en su compleja red hídrica, la cual confluye en el río Murri, afluente del río Atrato. Los principales ríos del Parque son el Chaquenodá, Carauta, Quiparadó, Jengamecodá, Calles, Venados, Polo y San Mateo (PNN Las Orquídeas 2013).

El PNN Las Orquídeas es la única área protegida nacional que hace las veces de puente entre las masas continentales de Centro y Sur América, lo que ha permitido la existencia de una gran especiación y variación genética en el área protegida (Cogollo *et al.* 2000). A escala regional, los bosques naturales del Parque Nacional Natural Las Orquídeas generan conectividad entre la selva húmeda tropical y las coberturas andinas de la parte alta de la Cordillera Occidental. La masa boscosa que cumple esta función es fundamental para mantener el flujo de especies animales y los procesos ecológicos de los distintos ecosistemas (PNN Las Orquídeas 2013).

Se destaca por conservar una alta diversidad biológica y cultural con representación de los ecosistemas de Selva húmeda tropical, Bosque andino y Bosque subandino, dentro de la zona denominada complejo Choco Biogeográfico considerada como uno de los lugares más biodiversos del neotrópico (Tabla 1-1)(PNN Las Orquídeas 2013). Estos ecosistemas corresponden a las zonas de vida y biomas descritos por Holdridge (1996) e IDEAM *et al.* (2007), respectivamente, que se muestran en la figura 1-2:

Capítulo 1

Tabla 1- 1: Ecosistemas y zonas de vida presentes en el PNN Las Orquídeas
(PNN Orquídeas 2004)

Ecosistema ¹	Zona de vida ²	Área (%)
Selva húmeda tropical	Bosque muy húmedo Tropical (bmh-T)	12%
Bosque subandino	Bosque pluvial Premontano (bp-PM)	51%
Bosque andino	Bosque pluvial montano bajo (bp-MB)	28%
	Bosque pluvial Montano	8%
	Páramo pluvial	< 1%

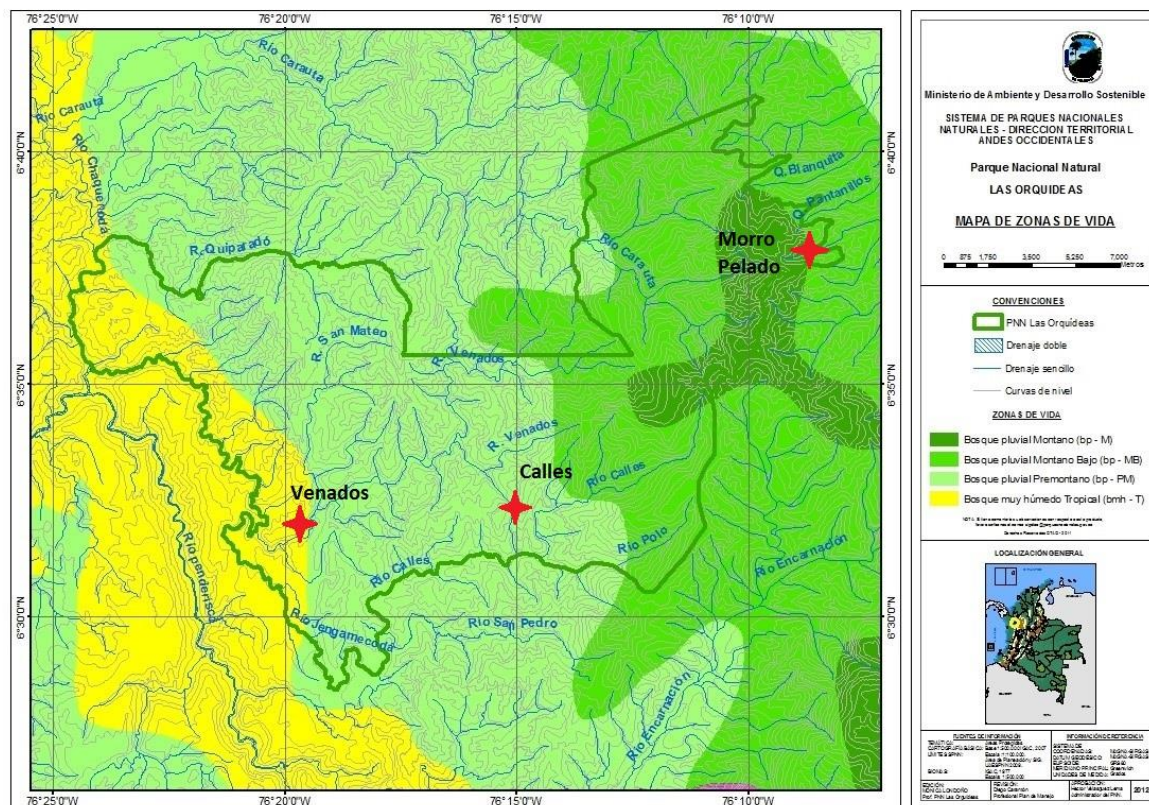


Figura 1- 2: Mapa de zonas de vida del PNN Las Orquídeas (IGAC, SIG DTAO, - Mónica Londoño)

El clima del área protegida presenta las características típicas de la región pacífica colombiana, con abundante precipitación debido a los vientos cargados de humedad que a poca altura provienen desde el océano Pacífico que en las estribaciones de la cordillera ascienden enfriándose, saturando la humedad del aire, cuando se condensan y precipitan (PNN Orquídeas 2004, IDEAM *et al.* 2007).

La precipitación promedio anual, en la mayor parte del área alcanza valores entre 3000-4000 mm., decreciendo en las secciones más elevadas a 2500 mm. En el parque se presentan precipitaciones todo el año, sin embargo el comportamiento de la precipitación durante el año responde a una distribución bimodal que conlleva a la presencia alterna de dos temporadas muy lluviosas y dos relativamente menos lluviosas (PNN Orquídeas 2004).

Sitios de estudio (elevaciones seleccionadas)

En el PNN Las Orquídeas predominan las áreas de bosque primario y en los sectores con pobladores se han desarrollado algunos focos de intervención, principalmente cerca de los ríos Calles y Venados. Para abarcar el continuo de bosque a nivel altitudinal, se definieron tres sitios de estudio.

Los sitios seleccionados corresponden a tres franjas de elevación del PNN Orquídeas, asociadas a las tres zonas de vida más representativas del área protegida. Para la selección de las zonas generales de trabajo, se analizó la cartografía disponible y en campo las características generales del estado del ecosistema, coberturas de bosque en buen estado, la elevación y las condiciones de acceso (Tabla 1-2, Figura 1-3).

Tabla 1- 2: Sitios de estudio en el PNN Las Orquídeas

Sitio de Estudio	Elevación promedio (min – máx)	Zona de Vida	Vereda	Municipio
Venados	~850 m (750 – 950 m)	Bosque Muy Húmedo Tropical	Venados Abajo	Frontino (Ant)
Calles	~1600 (1550 – 1800 m)	Bosque Pluvial PreMontano	Calles	Urrao (Ant)
Morro Pelado	~2600 (2500 – 2700 m)	Bosque Pluvial Montano Bajo	Golondrinas	Abriaquí (Ant)



Figura 1- 3: Panorama general de la coberturas de bosque (arriba y medio) y el sotobosque (abajo) de las tres elevaciones. Columna izquierda Venados, columna central Calles y columna derecha Morro Pelado.

Métodos

Métodos de Muestreo

La selección de los puntos de muestreo en cada sitio de estudio se basó en el establecimiento de tres transectos lineales en cada franja de elevación con una longitud aproximada de 1000 m. Para la evaluación de las aves, se empleó el método de puntos de conteo, estableciendo 10 puntos de conteo cada 100 metros de longitud, con un radio fijo de 50 m (Ralph *et al.* 1996, Bibby *et al.* 2000).

Los puntos de conteo se identificaron con cinta de color, y en cada uno de ellos se tomaron las coordenadas y su altitud, utilizando un Sistema de Posicionamiento Global (GPS). En cada punto se emplearon 15 minutos totales de muestreo, con hora de inicio desde la 06:00 am. Durante los 15

minutos se registraron todas las aves observadas empleando binoculares Bushnell (8 x 42) y escuchadas y de manera alterna se realizaron grabaciones de 10 minutos con una grabadora Tascam DR 100 MK y un micrófono unidireccional Senheiser ME 66. Para todo individuo que fue avistado y aquellos que se encontraban saliendo o entrando al punto de observación, se anotó además la ubicación y comportamiento del ave (en el suelo, volando, forrajeo, altura sobre el suelo o perchado).

Se realizaron dos jornadas de muestreo para cada transecto. Adicionalmente se desarrollaron dos jornadas de captura con ocho redes de niebla de 12 m de largo x 2.5 m de ancho, 3.6 mm ojo de malla en cada una de las franjas de elevación, operando las redes desde las 06:00 hasta las 14:00 h. Las aves capturadas se identificaron a nivel de especie y se tomaron medidas generales con un calibrador 0.1 mm siguiendo el protocolo de Rasgos Funcionales en Aves sugerido por López-Ordoñez *et al.* (2015).

Algunos individuos se colectaron para su determinación en la colección de ornitología del ICN. Los individuos colectados (no mayor a 3 por especie) se sacrificaron, se prepararon y se les tomó muestras de tejido como músculo e hígado según el protocolo descrito en Villareal *et al.* (2006). El material colectado se depositó en la colección de Ornitología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia.

Esta combinación de métodos incrementa la probabilidad de detección de especies del sotobosque, además de obtener datos de abundancia y proporciona un medio relativamente confiable y replicable para la evaluación del estado de conservación, debido a los análisis cuantitativos de la composición y estructura de la avifauna a nivel del paisaje (Stiles & Rosselli 1998, Villareal *et al.* 2006, Rosselli *et al.* 2017).

Las aves observadas, fotografiadas, escuchadas y capturadas fueron identificadas hasta el nivel de especie mediante el uso de varias guías Hilty & Brown (1986), Restall *et al.* (2006) y siguieron la taxonomía de la South American Clasification Committee (Remsen *et al.* 2017). Las grabaciones fueron analizadas con el programa Avisoft SAS Lab y Raven Pro 1.5 2014 y posteriormente se compararon con material de referencia: Guías Sonora de las Aves de los Andes Colombianos (Alvarez *et al.* 2007), en la base de datos Xenocanto (<http://www.xeno-canto.org/>) y la ayuda de investigadores expertos.

De todas las especies de aves registradas se definieron las especies del sotobosque como aquellas que utilizan de manera exclusiva o en gran parte un recurso del suelo o estrato inferior (hasta 3

Capítulo 1

y 5 metros según el tipo de bosque) por observación directa de esos usos o por consulta de bibliografía para aquellas que los registros son solo de tipo auditivo (Hilty & Brown 1986, Terborgh *et al.* 1990, Stouffer & Bieeregaard Jr. 1995 a-b, Young *et al.* 1998, Salaman 2001, Restall *et al.* 2006)

Esfuerzo de muestreo

El esfuerzo de muestreo se estimó a través del número de horas diarias destinadas en cada muestreo. Con la siguiente formula se establece el esfuerzo:

$$\text{Esfuerzo de muestreo} = (H*d)*P,$$

Donde H es el número de horas diarias, d = Número de días y P es el número de personas.

El esfuerzo de muestreo será calculado para la técnica de censos y redes de niebla, para cada una de las salidas de campo y para el total de las salidas.

La efectividad del muestreo se evaluó mediante curvas de acumulación de especies utilizando los estimadores no paramétricos Chao 1 y Chao 2 (con sus respectivos intervalos de confianza), con el programa Estimates Wins Version 9.10 (Colwell & Coddington 1994, Colwell 2004, Colwell *et al.* 2004) para cada franja de elevación.

Variables e Indicadores a Medir

Los indicadores de diagnóstico seleccionados para el componente de Avifauna son:

-Riqueza (número de especies): Se analizó el número de especies para cada una de las elevaciones, este indicador puede aportar información sobre variaciones en el número de especies o efectos que conllevan a la variación de la riqueza en el flanco altitudinal (Villarreal *et al.* 2006). Se identificó solo para las especies categorizadas como especies del sotobosque.

-Abundancia (Número de individuos por especie): Se utilizara el indicador de abundancia con el número de individuos registrados. La frecuencia de detección de cada especie es utilizada como índice de abundancia. El estimado de la abundancia permite identificar las especies que están influyendo en aspectos ecológicos, organización y diferencias o igualdades entre la comunidad

(Villarreal *et al.* 2006). Se da un consolidado de los registros de observación y grabación con los obtenidos en redes.

-Estrato de vegetación (uso de estrato del bosque): De todas las especies de aves registradas se definieron las especies del sotobosque como aquellas que utilizan de manera exclusiva o en gran parte un recurso del suelo o estrato inferior (hasta 3 y 5 metros según el tipo de bosque) por observación directa de esos usos o por consulta de bibliografía para aquellas que los registros son solo de tipo auditivo (Stiles 1988, Hilty & Brown 1986, Terborgh *et al.* 1990, Stouffer & Bieeregaard 1995a, Stiles & Rosselli 1998, Young *et al.* 1998, 2001, Rosselli *et al.* 2017)

Abundancia de la avifauna del área

Se definió además la abundancia de todas las especies para cada franja a partir de la sumatoria de abundancias en puntos de conteo, tasa de captura en redes de niebla (número de capturas/total de redes) y registro en las grabaciones, definida como la abundancia absoluta por transecto y elevación. Se define un total máximo con los tres tipos de datos. Así mismo se graficó una curva rango-abundancias para determinar el modelo al que se ajustaba y así conocer las características de la comunidad.

Análisis de datos

Análisis de riqueza y diversidad α y β

El análisis de riqueza específica se realizó por categoría taxonómica al nivel de familia y especie. Para estimar la estructura de las comunidades (especies en relación con su abundancia) se calculó los índices Shannon-Wiener y Simpson para cada franja, se comparó la riqueza específica por medio de análisis de rarefacción. Para identificar el grado de complementariedad o semejanza que presentan las comunidades de aves entre franjas se utilizó el índice de similitud de Sorensen cuantitativo (coeficiente de similitud-cuantitativo). Este algoritmo permite identificar el grado de heterogeneidad en la distribución de la diversidad a escala espacial, integrando la abundancia de cada especie. Los análisis de diversidad se realizaron con el programa PAST (Hammer *et al.* 2001) y el programa Estimates Wins Version 9.10 (Colwell & Coddington 1994, Colwell 2004). Obtuvimos el índice de diversidad alfa de Shannon-Wiener y Simpson, y diversidad beta con el índice de Bray Curtis (Krebs 1999) y Sorensen (coeficiente de similitud-cuantitativo). La variación en la composición con respecto a la elevación se comparó con una prueba de Kruskal-Wallis (Zar 1999).

Resultados

La fase de campo se desarrolló entre los meses de julio y octubre del año 2016, con un total de 180 horas de observación, 336 horas/red y 30 horas de grabación analizadas.

Las aves del sotobosque registradas en las tres elevaciones del flanco pacifico del norte de la Cordillera Occidental son 184 especies pertenecientes a 29 familias, con un total de 1652 registros (Anexo 1). Solo los registros de especies catalogadas bajo los criterios definidos como aves del sotobosque fueron tenidos en cuenta para los análisis.

En el ámbito de elevación estudiado, la mayor diversidad y riqueza se atribuyó a la elevación media definida para la localidad de Calles con 94 especies asociadas al sotobosque, seguido de Venados con 80 especies y Morro Pelado con 68 (Tabla 1-3).

Tabla 1- 3: Valores de Riqueza y Diversidad de las especies de aves del sotobosque en cada franja de elevación.

Sitio de Estudio	Elevación prom.	No Especies	No Familias	Individuos detectados	Shannon-Wiener	Simpson 1-D
Venados	~850 m	80	22	599	3,729	0,9477
Calles	~1600 m	94	25	638	4,209	0,9801
Morro Pelado	~2600 m	68	19	415	3,893	0,9721

El índice de Shannon demuestra que todas las elevaciones estudiadas son de alta diversidad (mayor a 3,5). La localidad de elevación intermedia Calles presenta el mayor índice de diversidad. El índice de Simpson no demuestra dominancia de pocas especies, una representación típica de zonas tropicales, alta diversidad con bajas abundancias, por esto la diversidad de las tres elevaciones es considerada alta.

Para Venados las familias que presentaron mayor representatividad *Thamnophilidae* (13 sps), *Trochilidae* (11 sps) y *Tyrannidae* (10 sps); en Calles fueron *Trochilidae* (14 sps), *Tyrannidae* (13 sps) y *Furnariidae* (10 sps) y en Morro Pelado las familias *Trochilidae* (10 sps) y *Tyrannidae* (10 sps). (Figura 1-4)

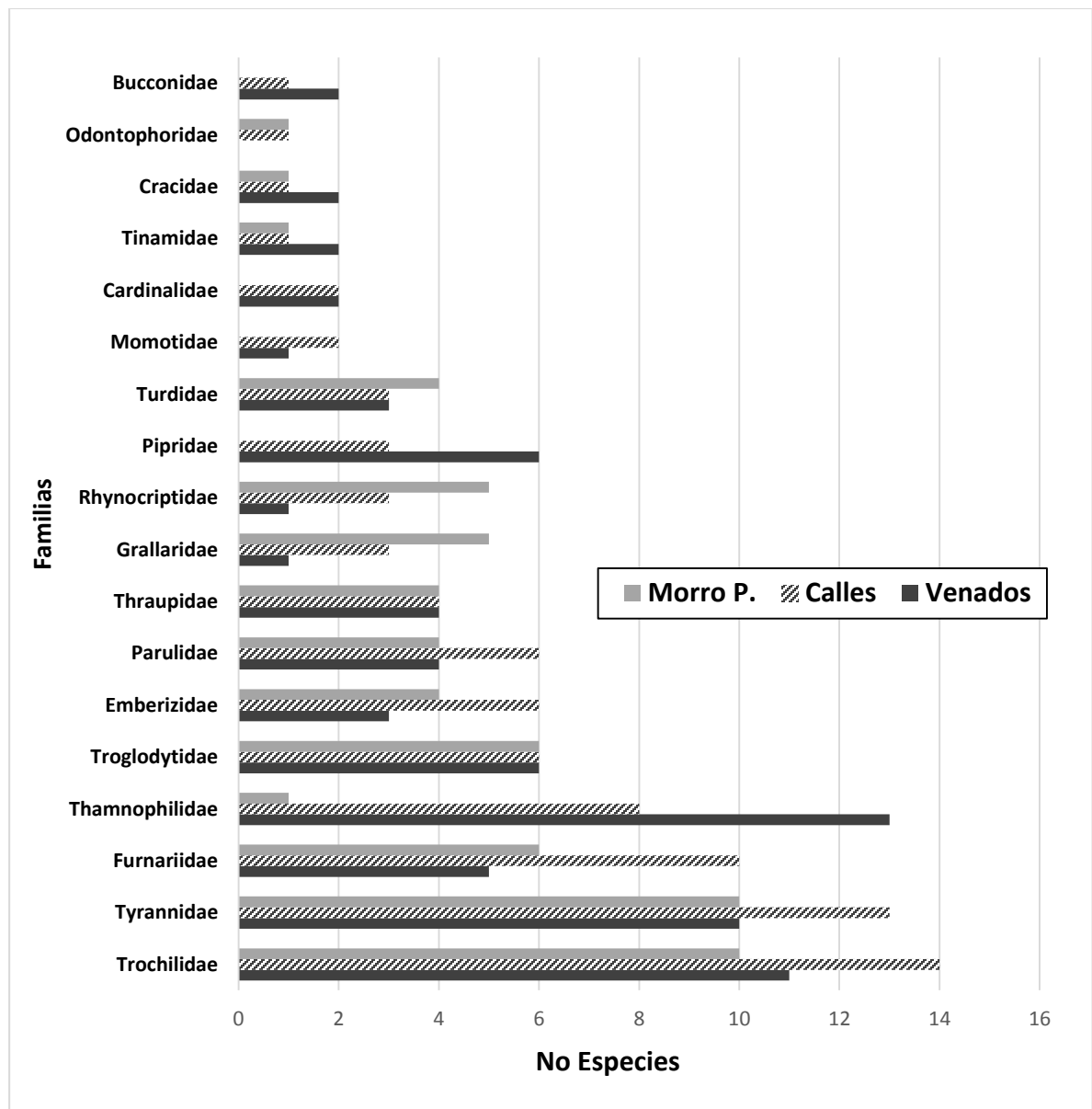


Figura 1- 4: Riqueza de las familias más representativas para las comunidades de aves del sotobosque

Representatividad del muestreo

Las representatividades de los muestreos realizados en las tres elevaciones son superiores al 90% lo que se puede asociar con una alta efectividad respecto al esfuerzo de muestreo empleado y los resultados obtenidos. Los estimadores no paramétricos ChaO 1 y ChaO 2, muestran valores del 98, 1% y 92, 1% respectivamente para la localidad Venados. La curva de acumulación de especies tiende a estabilizarse y los singletons y uniques disminuyen a medida que aumenta el número de muestras en la localidad de Venados (Figura 1-5).

Capítulo 1

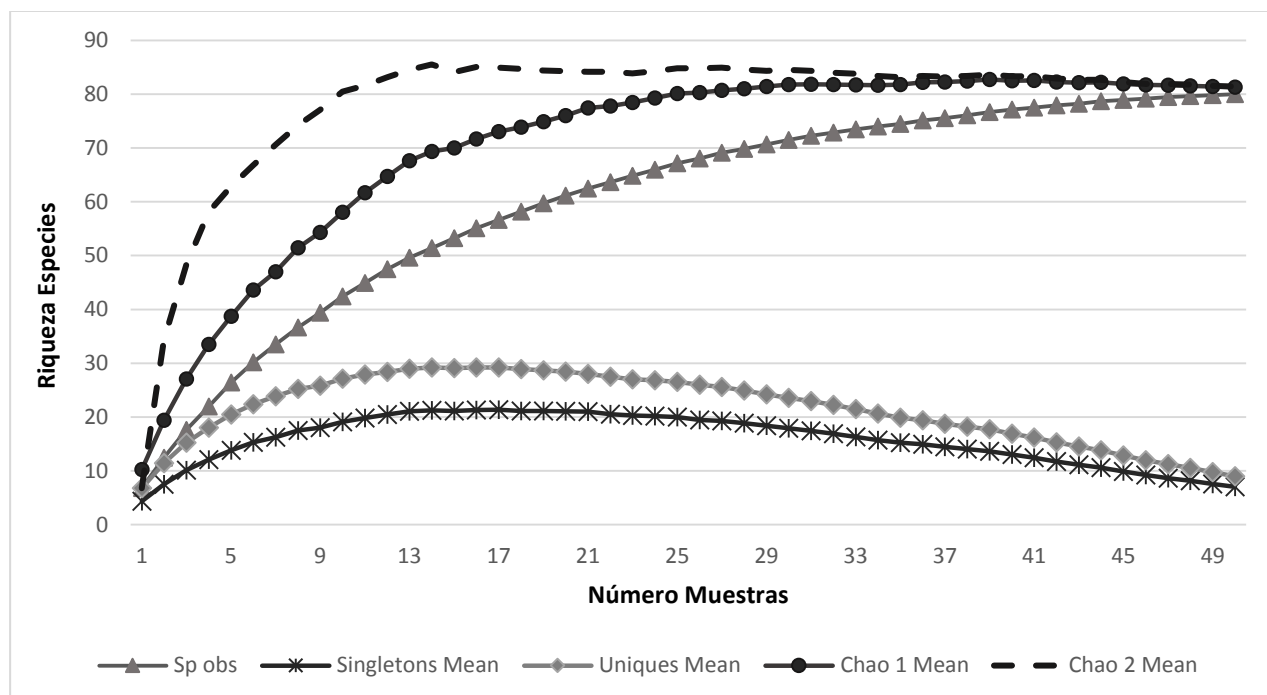


Figura 1- 5: Curva de acumulación de especies de aves con el estimador de riqueza Chao 2 y Chao 1. El eje horizontal representa las muestras (puntos) para la localidad Venados

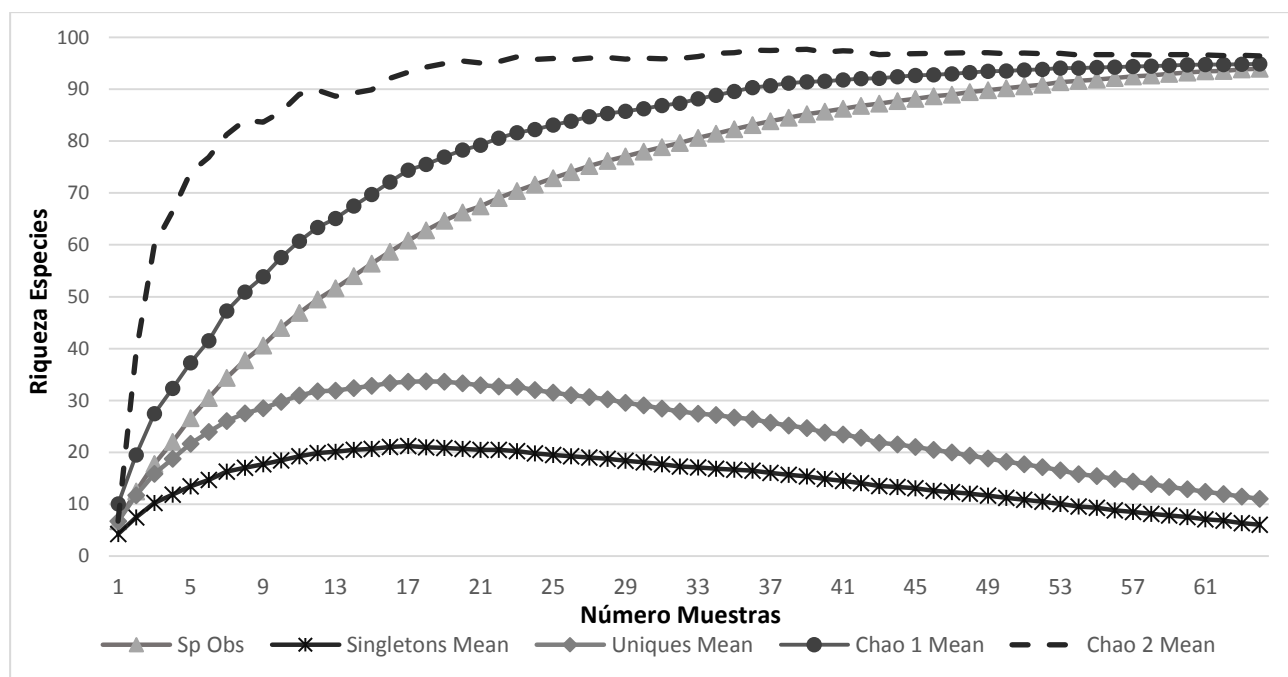


Figura 1- 6: Curva de acumulación de especies de aves con el estimador de riqueza Chao 2 y Chao 1. El eje horizontal representa las muestras (puntos) para la localidad Calles.

La alta representatividad obtenida muestra una robusta efectividad del muestreo de la avifauna del sotobosque en la localidad intermedia de Calles, donde se obtuvo una representatividad del 99,0% (completeness) y 97,4% con respecto a los estimadores ChaO 1 y ChaO 2 (respectivamente), indicando que se alcanzó un alto porcentaje de las especies esperadas de acuerdo a dichos estimadores (Figura 1-6).

Un muestreo robusto se evidencia en una alta representatividad y por lo tanto una efectividad en la toma de información en campo de la avifauna de las tres elevaciones. La elevación superior asociada a la localidad de Morro Pelado obtuvo una representatividad del 95,7% (completeness) y 96,05% con en ChaO 1 y ChaO 2 (respectivamente), un valor relevante para este análisis (Figura 1-7).

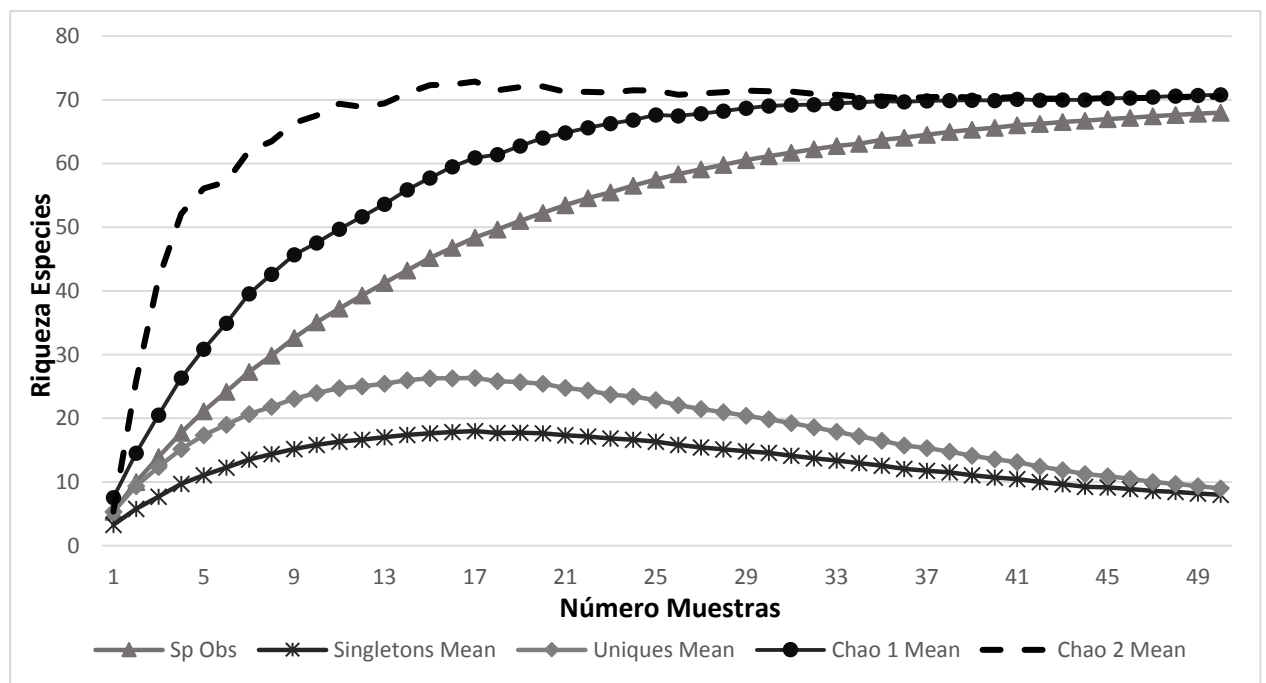


Figura 1- 7: Curva de acumulación de especies de aves con el estimador de riqueza Chao 2 y Chao 1. El eje horizontal representa las muestras (puntos) para la localidad Morro Pelado.

Algunos autores como Gotelli y Colwell (2001) han discutido sobre los posibles efectos que tienen los análisis con curvas de acumulación y que en algunos casos el uso de muestras respecto a individuos puede crear algunos sesgos “pitfalls” que enmascaran la verdadera riqueza de los sitios por un efecto de la diferencia en abundancias. Por esto se realizaron curvas de rarefacción utilizando en el eje Y muestras e individuos (detecciones) y no se encontraron variaciones en los resultados respecto a las dos gráficas (Figura 1-8).

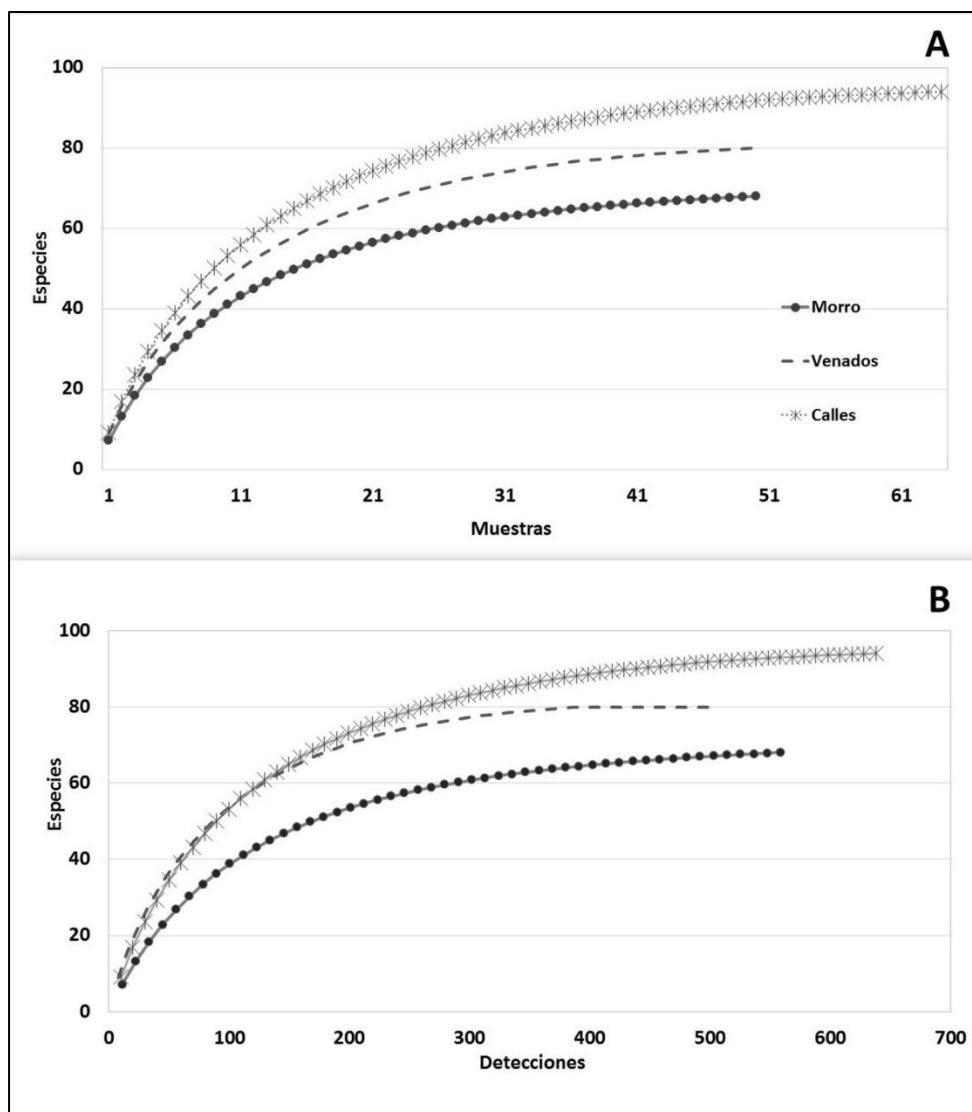


Figura 1- 8: Curvas de rarefacción basada en muestras (A) y en individuos (B) para las tres elevaciones estudiadas.

Rango Abundancia

La distribución de las abundancias de las aves del sotobosque se ajustó a un modelo de vara quebrada ($X^2 = 1.085$; $p = 0.9986$), que relaciona una conformación azarosa del conjunto de muestras y las especies en el área (Figura 1-9).

La localidad de Calles resultó con la mayor abundancia con 633 registros, seguida de Venados con 599 y finalmente Morro Pelado con 415 individuos. Las especies más abundantes para la localidad de Venados en orden son: *Tachyphonus delatrii*, *Cantorchilus nigricapillus*, *Mitrospingus cassini*,

Phaethornis yaruqui y *Manacus vitellinus*. En la elevación intermedia las especies con mayor número de individuos son: *Grallaria flavotincta*, *Henicorhina leucophrys*, *Basileuterus tristriatus* y *Odontophorus hyperythrus*. En Morro Pelado que se asigna con la elevación más alta de los sitios de estudio *Henicorhina leucophrys*, *Myiothlypis coronatus*, *Cinnycerthia olivascens* y *Hemispingus atropileus* son las especies mas registradas.

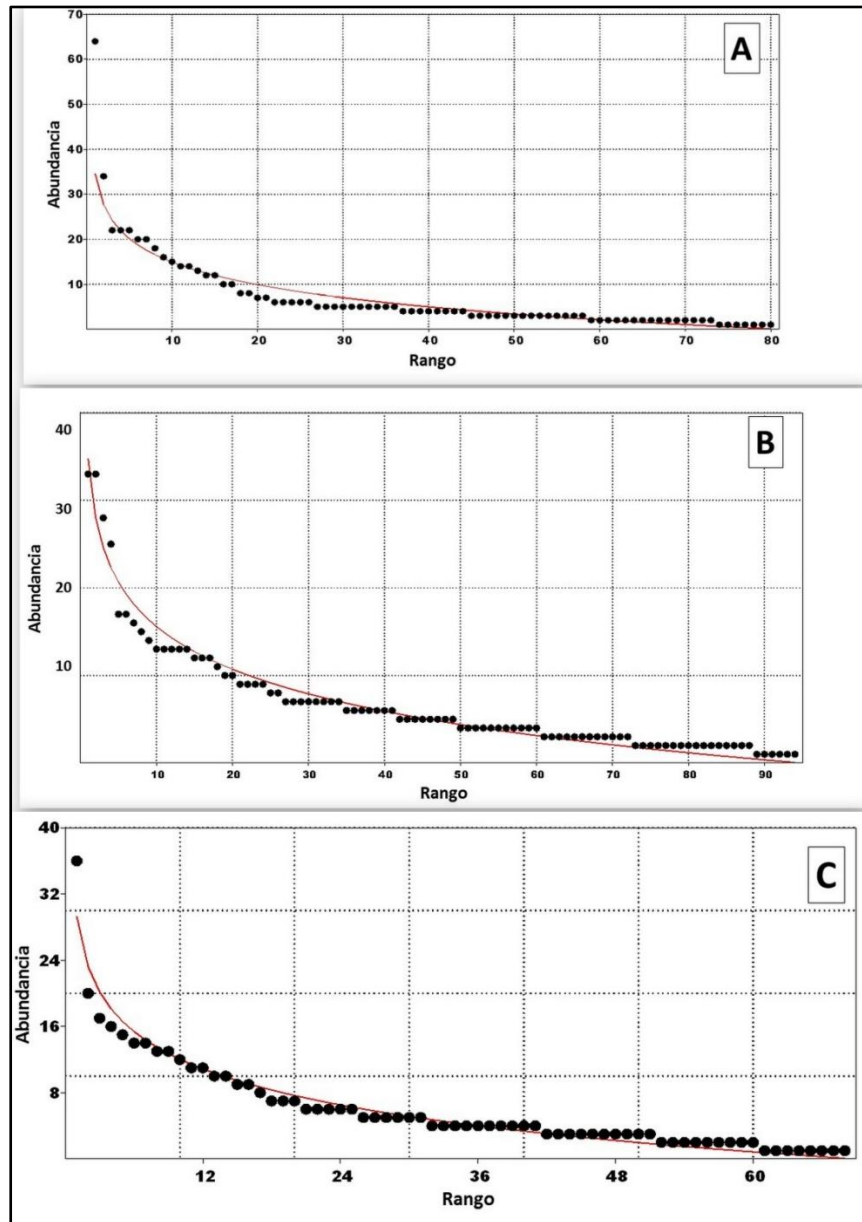


Figura 1- 9: Curvas de rango-abundancia de los ensambles de aves, todas presentan un modelo de vara quebrada. A: Elevación Venados, B: Elevación Calles, C: Elevación Morro Pelado ($X^2 = 1.085$; $p = 0.9986$)

Diversidad Beta

La variación en la composición de especies dentro de cada franja elevación fue más alto entre las localidades de elevación intermedia y alta. La similitud al interior de cada franja fue medida con el índice de Sorensen y el valor más alto se logró en Venados con un valor de 0,61, mientras en Calles y Morro Pelado fue de 0,49 y 0,55 respectivamente. En general se pueden considerar valores bajos que demuestran que la alta diversidad aún dentro de la misma elevación permite un arreglo de especies del sotobosque diferentes y comunidades no tan consistentes.

De manera gráfica, la similitud en la composición de especies dentro de las franjas fue baja con menos del 30%. El índice de Bray Curtis separó los sitios en tres grupos y agrupa los transectos de cada elevación. La mayor similitud la presenta la elevación más baja (Venados) con un 60% de similitud, las elevaciones media (Calles) y alta (Morro Pelado) presentan valores menores. En conjunto se indica una alta diversidad beta para los ensambles del rango de elevación (Figura 1-10).

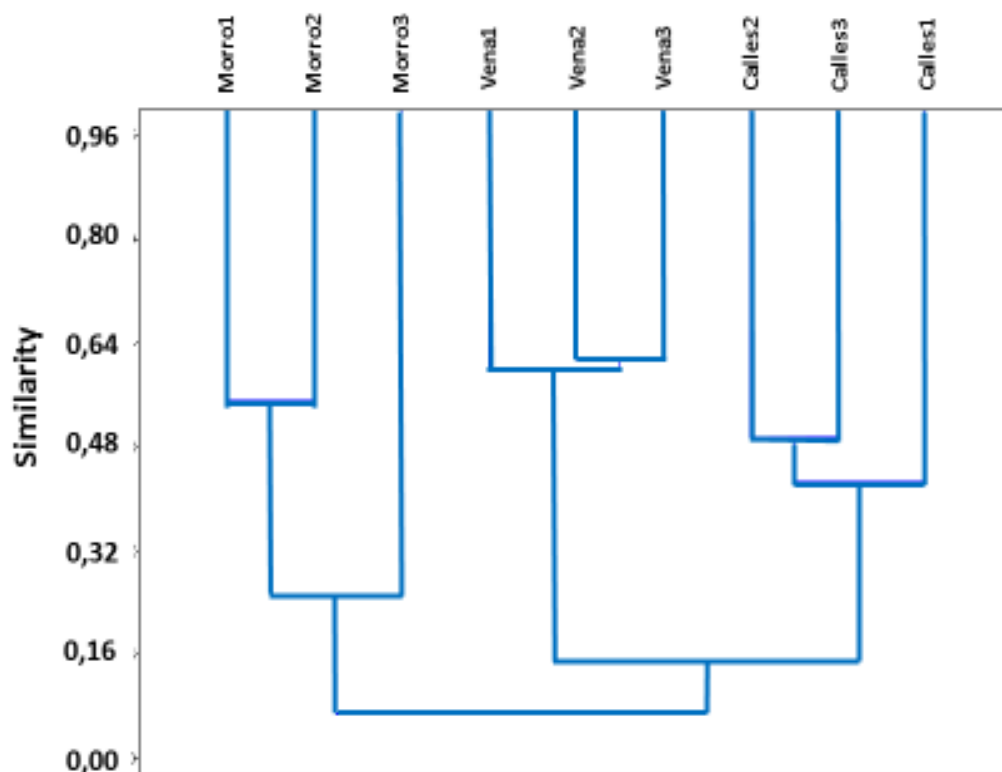


Figura 1- 10: Dendrograma de similitud de la avifauna del sotobosque en los transectos de cada elevación según el índice de Bray-Curtis.

La comparación entre franjas arroja valores inferiores por debajo de 0,25 en el índice de Sorensen, lo que se atribuye a una alta diferencia entre la composición de las elevaciones. Las comunidades de aves del sotobosque presentan un cambio marcado en la composición de especies a través de los tres rangos de elevación (Tabla 1-4). Solamente tres especies se registran en las tres comunidades: *Chamaepetes goudotti*, *Henicorhina leucophrys* y *Leptopogon superciliaris*.

La elevación media correspondiente a Calles comparte 58 especies con las dos elevaciones continuas arriba y abajo en el gradiente, por ser una franja central y comprender el límite inferior o superior de la distribución de algunas especies.

Tabla 1- 4: Índice de similitud de Sørensen's en las comunidades de aves y número de especies compartidas entre las elevaciones (Venados, Calles y Morro Pelado).

Elevación	Índice Sorensen (cuantitativo)			Especies Compartidas		
	Venados 850 m	Calles 1600 m	Morro Pelado 2600 m	Venados 850 m	Calles 1600 m	Morro Pelado 2600 m
Venados 850 m	1	0,199	0,014	80	39	3
Calles 1600 m	0,199	1	0,228	39	94	19
Morro Pelado 2600 m	0,014	0,228	1	3	19	68

El cambio marcado en la composición de especies en el flanco pacifico del norte de la Cordillera Occidental a través de las tres elevaciones se observa en la gráfica de abundancia por transecto en cada elevación. La mayoría de las especies presentes en las elevaciones superiores están ausentes en la localidad de menor elevación y varias especies solo ocurren en las elevaciones medias. También se aprecia la variación en las abundancias, especies presentes en dos elevaciones tienden a ser abundantes en solo una franja donde parecen obtener mayor densidad y las condiciones óptimas de distribución y en la otra están presentes pero con bajos números (Figura 1-11).

Las tres elevaciones muestran alta complementariedad con valores por encima de 0,5 según el índice de Whitakker (Tabla 1-5). Cada una de las coberturas presenta un alto número de especies exclusivas, esto indica que existe un alto recambio de especies, asociado posiblemente con la variación de las coberturas vegetales, el gradiente de la elevación que contribuye a altos valores de diversidad beta.

Capítulo 1

La diferencia en la composición de especies se evaluó según el promedio de similitud de Sorensen que vario significativamente entre zonas (Kruskal–Wallis; $H = 399,8$; d.f. = 3, $P < 0,001$). El alto recambio de especies incide en una baja similitud entre las elevaciones.

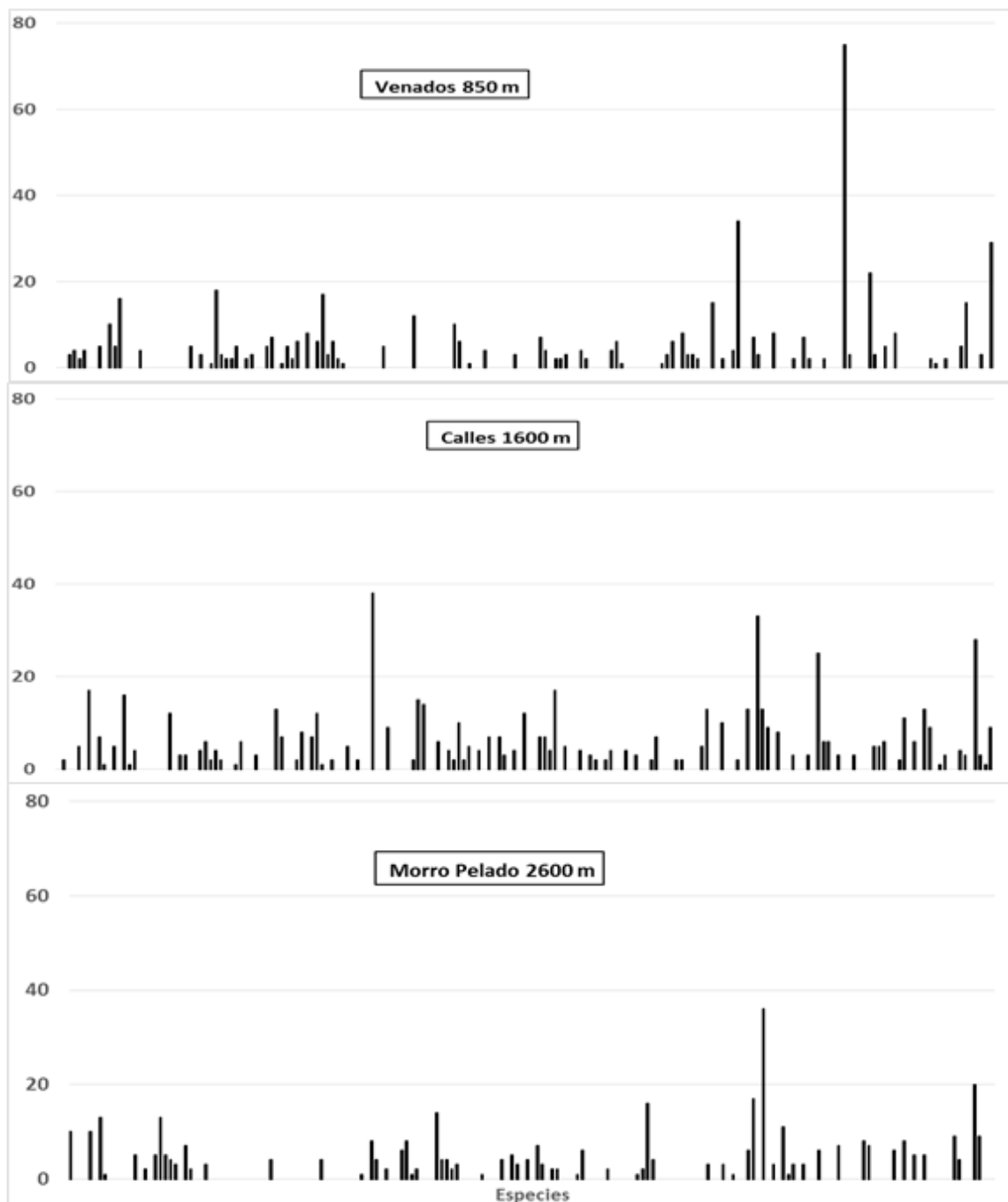


Figura 1- 11: Variación de la abundancia de las especies dentro de las elevaciones (orden filogenético). Arriba elevación más baja, Venados. Centro elevación media, Calles y abajo elevación superior, Morro Pelado.

Las especies organizadas de manera filogenética, muestran un modelo similar en las tres elevaciones. La elevación media presenta una mayor densidad en las barras debido a una mayor riqueza (Figura 1-11).

Tabla 1- 5: Índice de Whittaker de diversidad Beta muestra el recambio de especies entre las elevaciones.

Elevación	Venados 850 m	Calles 1600 m	Morro Pelado 2600 m
Venados 850 m	0	0,551 / (39)	0,959 / (3)
Calles 1600 m	0,551 / (39)	0	0,765 / (19)
Morro Pelado 2600 m	0,959 / (3)	0,765 / (19)	0

(#): Especies compartidas entre elevaciones

Discusión

El estudio de la diversidad de aves especializadas del sotobosque en el Neotropico ha sido un tema poco abordado. Las investigaciones han evaluado la organización trófica, los efectos de la fragmentación, las tasa de capturas, el papel dispersor y la oferta de recursos para frugívoros e insectívoros desarrollados en bosques de tierras bajas de la Amazonia y Centro América (Wong 1986, Bierregaard & Lovejoy 1989, Stouffer & Bierregaard 1995, Sieving *et al.* 1996, Blake & Riuges 1997, Naranjo & Chacon de Ulloa 1997, Restrepo & Gómez 1998, Loiselle & Blake 1999). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos se basan exclusivamente en la técnica de redes de niebla para identificar las especies del sotobosque lo que incluye un alto sesgo, debido a las fallas que contiene este tipo de muestreo. Para el estudio de las aves del sotobosque se requiere de un diseño completo y específico por tratarse de un grupo con un alto número de especies difíciles de observar y muy furtivas. Algunas evaluaciones de riqueza de especies en gradientes han dilucidado modelos que presentan mayores valores en elevaciones bajas e intermedias y luego decrece a mayor altitud (Terborgh 1971, Jankowski *et al.* 2009, McCain & Grytnes 2010), lo que coincide con lo reportado para el PNN Las Orquídeas.

El análisis de la composición de las aves del sotobosque en el gradiente altitudinal o las zonas de vida en un sistema de montaña ha sido abordado por Young *et al.* (1998) y luego reevaluado por

Capítulo 1

Jankowski *et al.* (2009) en el sistema montañoso de Tilarán en Costa Rica. Aquí reportan 235 especies en cinco zonas de vida y de 76 a 126 especies por zona de vida. Las zonas de vida trabajadas son Bosque húmedo premontano, Bosque húmedo montano bajo, bosque lluvioso montano bajo, bosque lluvioso premontano y bosque de transición premontano húmedo. El total de especies del sotobosque en el rango de elevación para el PNN Orquídeas fue de 184 especies, puede diferir principalmente porque Young *et al.* 1998 trabajo en todo el gradiente tomando mayor número de localidades a distancias más contiguas y el hecho de aumentar el número de zonas de vida permite un mayor detalle, así como lograr analizar más zonas de transición que son potenciales como sitios de encuentro entre especies. En el gradiente la Cordillera de Vilcabamba en Perú se registran un total de 207 especies y se presenta un modelo similar, valores de alta diversidad en las tierras bajas (< 400) y un segundo pico con valores altos en la franja intermedia entre los 1.300 y 1.400 m que coincide con el efecto de ecotono entre las zonas de vida tropical y premontano (Terborgh 1971). En un gradiente de 220 – 3400 m en el PN Carrasco, Bolivia, se identificaron 449 especies de aves con un pico de diversidad en la franja entre los 1000 – 1249 m con 133 especies (Herzog *et al.* 2005). Cabe anotar estos estudios corresponden a muestreos realizados por periodos superiores a seis meses. Los valores de cada zona de vida si son cercanos a los reportados por Young *et al.* (1998) debido a que Calles con 94 y Venados con 80 especies se encuentran dentro de los valores reportados. En la parte central de Costa Rica, Stiles (1983, 1988) encontró 345 especies de aves residentes entre los 100 y 3550 m, con un pico claro de diversidad para zonas bajas por debajo de los 700 m (> 150 especies), que continuo alto hasta elevaciones intermedias 1550 m (125 especies) y hacia arriba disminuye monotónicamente. El límite superior de las zonas de vida, entre ellas las secciones intermedias con mayor diversidad, se desplazan a una mayor elevación en latitudes más cercanas al Ecuador.

En la montañas de Tilaran en Costa Rica también se reportan picos de riqueza y diversidad de especies en las elevaciones medias del gradiente, lo cual se explica por el encuentro de zonas de vida o ecotonos que sirven como transición entre bosques nublados de tierras altas y bosque húmedos tropicales, coincidiendo con los extremos de distribución de un importante número de especies de aves (Young *et al.* 1998, Jankowski *et al.* 2009). En el PNN Las Orquídeas en la localidad de Calles que cubre la franja intermedia de elevación, la zona de vida principal es el Bosque Pluvial Premontano que comparte más de 50 especies con las dos zonas de vida contiguas tanto arriba como abajo en el gradiente. En la Sierra Atoyac en Mexico, (las zonas bajas de condiciones más secas) con un total de 162 especies entre los 620 y 3100, también se reporta un pico en elevaciones medias

donde los límites del rango superior e inferior de las aves fueron concentrados en las zonas de transición (Navarro 1992).

Blake & Loiselle (2000), reportan para un gradiente de 50 a 2200 m de elevación en la Cordillera Central de Costa Rica un total de 261 especies sin discriminación por estrato del bosque. También evidencian un pico en la riqueza alrededor de los 1000 m y luego declina al ascender en elevación. Este patrón se mantiene en varios puntos del trópico. Adicionalmente en las montañas de la parte central de Costa Rica se reporta una migración altitudinal de hasta el 20% de las especies en las secciones medias (1000 – 2500 m) en ciertos meses del año (Stiles 1983, 1988). La llegada y salida de ciertas especies de partes más bajas y altas puede incidir en la composición, aunque mantiene el número de especies y valores altos en franjas medias (Stiles 1983).

Las áreas protegidas de gran extensión y con un gradiente de elevación amplio permiten la conservación de un mayor número de especies de aves, especialmente al considerar que las aves de bosque no son sedentarias y un importante número realiza movimientos altitudinales en un día o determinada época del año (Stiles & Clark 1989). En la cordillera central en Costa Rica entre el 20-25% de las 350 especies realizan algún tipo de movimiento altitudinal (Stiles 1988, Stiles & Clark 1989). El porcentaje de avifauna que realiza estos movimientos altitudinales al parecer incrementa con la elevación en los bosques montanos (Stiles 1983). Se conoce poco de especies de sotobosque que hagan este tipo de desplazamientos, algunas especies de familias como Pipridae, Tamnophilidae, Tyrannidae, Turdidae han sido reportadas (Rosselli 1994, Naranjo *et al.* 2012). Para el PNN Las Orquídeas no se evidencia algún movimiento altitudinal en las aves del sotobosque residentes registradas, sin embargo para obtener información más precisa se debe ampliar la temporalidad de muestreo.

La alta variabilidad en la riqueza de especies del sotobosque en sectores cercanos y del mismo gradiente se encontró principalmente en las elevaciones de Calles y Morro Pelado, lo cual se puede atribuir a la topografía y organización del paisaje, propio de la geografía de los Andes que permite variaciones en los climas locales variando las condiciones ambientales y por ende ecológicas en sitios aún muy cercanos (Jankowski *et al.* 2009).

Un valor alto de Diversidad Beta obtenido en el flanco pacífico de la Cordillera Occidental se relaciona con cambios rápidos en la diversidad con pocas variaciones en la elevación. En Tilarán, se explica que la vertiente del lado pacífico en Costa Rica es menos estacional respecto al Caribe y esto permite distribuciones más restringidas que abarcan menores áreas (Young *et al.* 1998, Haber

Capítulo 1

2000, Jankowski *et al.* 2009). Al comparar la vertiente pacífica de la Cordillera Occidental respecto a la vertiente del río Cauca, se presenta un contraste en las condiciones ambientales principalmente con los valores de humedad. Mientras que la variación de la riqueza de las comunidades de aves en general presenta valores más altos en las menores elevaciones del lado pacífico con diferencias superiores a las 100 especies entre los 500 y los 2000 m de elevación (Kattan & Franco 2004). La prevalencia de un clima seco hacia la vertiente del río Cauca disminuye la complejidad de los bosques de tierras bajas, afectando la oferta de recursos para aves del sotobosque. Este patrón también se evidencia en gradientes con influencia de zonas secas como la Sierra de Atoyac en México (Navarro 1992).

En otros sectores de los Andes de Perú, cordillera de Vilcabamba se reportan cambios en la composición de especies con la altitud de una manera más gradual frente a los de una influencia directa del pacífico (Terborgh & Weske 1975). Los gradientes del trópico permiten cambios de las comunidades en solo 500 metros, sumado a las distribuciones altitudinales más estrechas (Jankowski *et al.* 2009, Herzog *et al.* 2005, Ghalambor *et al.* 2006), asociado a una mayor especialización en las especies del Trópico. El alto recambio encontrado también se atribuye a la topografía de la Cordillera Occidental de Colombia que se localiza muy cerca del océano, formando una estrecha franja de bosque húmedo de tierras bajas, lo que permite un recambio más alto (Kattan & Franco 2004).

Las estrechas distribuciones de las especies de montaña, especialmente las asociadas al sotobosque que están más limitadas a nivel de desplazamiento, enfrentan en los gradientes de elevación y las montañas una fuerte barrera a causa de las estrechas tolerancias fisiológicas y las interacciones ecológicas de las que hacen parte (Janzen 1967), esto podría considerarse una limitante para esta especie frente a un escenario de cambio climático.

La abundancia de las especies y la distribución en las tres elevaciones muestran que especies presentes en dos elevaciones difieren en sus abundancias, siendo más abundantes en una franja, mientras en la otra presenta menores valores. Whittaker (1975), sugiere que los límites de especies son independientes de otras especies (hipótesis de distribución individualista) y añade que cada especie presenta un pico de abundancia donde se encuentra su óptimo ambiental y ecológico, factores que influyen en los recambios de especies. Mientras en Vilcabamba en Perú, el 44% de las especies no solapan sus distribuciones con congéneres, un modelo de segregación y exclusión sobre el gradiente de elevación, (Terborgh 1971), al parecer un patrón evolutivo ampliamente difundido en los Andes.

Los altos valores de diversidad alpha y beta encontrados para las aves del sotobosque se relacionan con la alta diversidad de esta zona del país y la variación dentro de las zonas le confiere al PNN Las Orquídeas una increíble diversidad a través del paisaje. Esto incrementa la importancia de esta área protegida localizada en un punto estratégico. La importancia de los piedemontes del Pacífico y la Amazonia por considerarse algunas de las zonas más diversas del planeta con altos niveles de endemismos de aves y rangos restringidos de distribución altitudinal (Stotz *et al.* 1996, Stattersfield *et al.* 1998, Kattan & Franco 2004) son áreas que deben ser priorizadas e incluir un rango amplio del gradiente para una conservación efectiva.

Varias especies registradas en las comunidades de aves del sotobosque están limitadas a zonas en la parte alta del gradiente de elevación, con distribuciones restringidas, lo que implica que cambios en las condiciones ambientales de esta zona podría tener efectos sobre la distribución de las aves del sotobosque (Jankowski 2009, Jankowski & Rebenold 2007, Gasner 2008). Cambios en la fenología de recursos alimenticios como flores o frutos, así como variaciones en la organización en el gradiente de las interacciones ecológicas pueden ser algunos de los efectos (Herzog *et al.* 2011). La respuesta de cada especie al cambio climático es tratada especie-específica, debido a la variación respecto a tolerancias ecológicas, dispersión, historias de vida y capacidades evolutivas (Parmesan 2006). Además, implica que las interacciones ecológicas pueden ser afectadas de varias maneras: desajuste en el tiempo de la interacción, cambios en rangos geográficos y cambios en fenotipos o abundancias de las especies implicadas (Herzog *et al.* 2011).

Las comunidades de aves del sotobosque del PNN Las Orquídeas pueden definirse como sensibles a posibles efectos en un escenario de calentamiento global por incluir especies con rangos de elevación restringido, especies con mayor sensibilidad a alteraciones ambientales y se identifica como una zona con posibles cambios en las condiciones ambientales, parámetros sugeridos por Jankowski *et al.* (2012).

Las curvas de acumulación y los estimadores superiores al 90% validan la representatividad del muestreo. La poca fluctuación de los índices de Chao y la disminución de Uniques y Singletons indican que las técnicas empleadas y el esfuerzo de muestreo lograron una buena efectividad.

La elevación es la mejor variable de predicción individual de la riqueza de especies, al ser un factor relacionado con la temperatura y la productividad (Herzog *et al.* 2011). En los bosques húmedos de los Andes de Colombia se pueden encontrar en promedio 130 especies, en elevaciones cercanas a

Capítulo 1

los 1800 m (Kattan *et al.* 1994, Naranjo 1994), en el pacifico el promedio puede alcanzar las 271 en un área de 80 ha (Hilty 1997). La gran riqueza de especies de aves de los Andes tropicales se refleja en altos valores de diversidad beta y el recambio espacial en la composición de especies (local a regional) (Kattan *et al.* 2004, Herzog *et al.* 2011)

2. Capítulo 2

Estructura del hábitat de sotobosque en tres elevaciones del flanco pacífico del norte de la Cordillera Occidental

Introducción

La vegetación proporciona aspectos importantes que inciden en la selección de hábitat por parte de las aves del sotobosque, entre ellas se destacan alimento, protección y sitios de nidación. En bosques tropicales la variación en las especies de plantas y la complejidad de la estructura de los hábitats influyen en la diversidad y composición de las aves, especialmente para algunos gremios (MacArthur & MacArthur 1961, Karr & Freeman 1983, Terborgh 1985). La vegetación en los paisajes tropicales muestra cambios marcados a través de la elevación, desde los bosques tropicales de tierras bajas hasta el bosque achaparrado y el páramo. Aspectos como la estructura, distribución y composición florística de un área son importantes en definir los patrones de ocupación de hábitat de los animales (Morrison *et al.* 2006). Los aspectos estructurales de la vegetación permiten la comparación y el análisis de parámetros relacionados con atributos fisonómicos que permitan definir tendencias y variaciones en el ordenamiento espacial, considerando variables como altura, distribución por estratos y diámetro de los ejes, además de la composición de la vegetación y factores ambientales (Mueller-Dombois & Ellemberg, 1974, Rudas 2006, 2009).

Se conoce que las relaciones entre algunos grupos de dieta con la fisionomía de la vegetación y con la disponibilidad del recurso alimenticio son altamente dependientes, así como el incremento de la heterogeneidad espacial del hábitat (tanto horizontal como vertical) repercute en cambios en las condiciones microclimáticas (Naranjo & Chacon de Ulloa 1997), bajo la premisa que hábitats complejos proporcionan mayor subdivisión de los recursos y un mayor número de consumidores (Terborgh 1977). La documentación de una relación positiva entre la diversidad de especies y la complejidad del hábitat se ha estudiado en varias regiones biogeográficas (MacArthur *et al.* 1966, Recher & Recher 1969, Karr 1971).

Capítulo 2

Algunos grupos del sotobosque como los insectívoros terrestres se consideran altamente sensibles a los efectos de alteración de hábitat y fragmentación del bosque (Leck 1979, Willis 1979, Karr 1982, Lovejoy *et al.* 1986, Sieving *et al.* 1996, Sieving & Karr 1997), debido en parte a sus limitaciones de desplazamiento (Opdam *et al.* 1985, Dunning *et al.* 1995).

Las aves de los bosques tropicales tienden a ser más especializadas, las del sotobosque emplean técnicas de forrajeo específicas, utilizan hábitats restringidos, son más sedentarias y ocupan territorios más extensos (Orians 1969, Willis 1974, Remsen & Parker 1984, Karr *et al.* 1990, Terborgh *et al.* 1990, Stouffer & Bierregaard Jr 1995 b).

La definición de hábitat empleada comprende un concepto especie-específico, como el conjunto de condiciones ecológicas asociadas con temperatura, alimento, humedad, refugio entre otras, así como los recursos disponibles en un área que permiten la ocupación de un organismo de acuerdo a los conceptos básicos de Hutchinson (1957) y posteriormente analizados por varios como Hall *et al.* (1997) y Mitchell (2005).

Las condiciones de la vegetación se ven influenciadas por factores como el gradiente de elevación, la humedad y la precipitación, estos factores son bastante marcados en los dos flancos de la Cordillera Occidental siendo más seco el flanco oriental con influencia del valle seco del río Cauca, mientras el flanco occidental o pacífico es una de las regiones más húmedas de América. Por lo tanto, en esta vertiente se espera una mayor riqueza en fauna y flora, relacionado con aspectos como la estructura de la vegetación que proporciona una mayor complejidad de hábitat y oferta de recursos, esto se ha estudiado en algunas laderas del norte de la Cordillera Oriental (Suarez Sanabria 2014).

La distribución de muchas especies tropicales en los gradientes de montaña está restringida a estrechos rangos altitudinales y está influenciada por múltiples factores como la estructura de la vegetación, sin embargo se tiene poco conocimiento de los procesos que actúan como límites, uno de ellos es la competencia interespecífica que recorte los ámbitos de distribución (Terborgh 1971, Jankowski *et al.* 2010).

Las aves seleccionan un determinado estrato y utilizan ciertas características estructurales del hábitat que permiten sus funciones vitales (Orians & Wittenberger 1991, Jones 2001) y en mayores lapsos de tiempo un crecimiento de las poblaciones de las especies (Seamans & Gutiérrez 2007). El contar con territorios que oferten sitios de nidación, buenos recursos de alimentación y permitan

establecimiento de territorios entre otros, definen los patrones de ocupación del hábitat por las aves del sotobosque en el gradiente ambiental (Jones 2001, Morrison *et al.* 2006).

Área de Estudio

La zona de trabajo se localiza en el Parque Nacional Natural Las Orquídeas, ubicado en el noroccidente colombiano en el flanco occidental de la Cordillera Occidental y es el único PNN con jurisdicción completa en el departamento de Antioquia. Tiene una extensión aproximada de 32.000 has, de las cuales 7.223 (22,5%) pertenecen al municipio de Urrao, 23.232 (72,6%), al municipio de Frontino y 1.545 (4,8%) al municipio de Abriaquí. Se encuentra entre las coordenadas geográficas 6° 30' - 6° 41' de latitud norte, y 76° 07' - 76° 24' de longitud oeste y abarca un gradiente altitudinal entre los 300 y 3.550 m (PNN Las Orquídeas 2013) (Figura 1-1).

El Parque se encuentra en el ámbito de la región Pacífica Colombiana, caracterizada como uno de los lugares de mayor precipitación, regulando una gran cantidad de agua que se manifiesta en su compleja red hídrica, la cual confluye en el río Murri, afluente del río Atrato. Los principales ríos del Parque son el Chaquenodá, Carauta, Quiparadó, Jengamecodá, Calles, Venados, Polo y San Mateo (PNN Las Orquídeas 2013).

El PNN Las Orquídeas es la única área protegida nacional que hace las veces de puente entre las masas continentales de Centro y Sur América, lo que ha permitido la existencia de una gran especiación y variación genética en el área protegida (Cogollo *et al.* 2000). A escala regional, los bosques naturales del Parque Nacional Natural Las Orquídeas generan conectividad entre la selva húmeda tropical y las coberturas andinas de la parte alta de la Cordillera Occidental. La masa boscosa que cumple esta función es fundamental para mantener el flujo de especies animales y los procesos ecológicos de los distintos ecosistemas (PNN Las Orquídeas 2013).

Se destaca por conservar una alta diversidad biológica y cultural con representación de los ecosistemas de Selva húmeda tropical, Bosque andino y Bosque subandino, dentro de la zona denominada complejo Choco Biogeográfico considerada como uno de los lugares más biodiversos del neotrópico (Tabla 1-1)(PNN Las Orquídeas 2013). Estos ecosistemas corresponden a las zonas de vida y biomas descritos por Holdridge (1996) e IDEAM *et al.* (2007), respectivamente, que se muestran en la figura 1-2.

Capítulo 2

El clima del área protegida presenta las características típicas de la región pacífica colombiana, con abundante precipitación debido a los vientos cargados de humedad que a poca altura provienen desde el océano Pacífico que en las estribaciones de la cordillera ascienden enfriándose, saturando la humedad del aire, cuando se condensan y precipitan (PNN Orquídeas 2004, IDEAM *et al.* 2007).

La precipitación promedio anual, en la mayor parte del área alcanza valores entre 3000-4000 mm., decreciendo en las secciones más elevadas a 2500 mm. En el parque se presentan precipitaciones todo el año, sin embargo el comportamiento de la precipitación durante el año responde a una distribución bimodal que conlleva a la presencia alterna de dos temporadas muy lluviosas y dos relativamente menos lluviosas (PNN Orquídeas 2004).

Sitios de estudio (elevaciones seleccionadas)

En el PNN Las Orquídeas predominan las áreas de bosque primario y en los sectores con pobladores se han desarrollado algunos focos de intervención, principalmente cerca de los ríos Calles y Venados. Para abarcar el continuo de bosque a nivel altitudinal, se definieron tres sitios de estudio.

Los sitios seleccionados corresponden a tres franjas de elevación del PNN Orquídeas, asociadas a las tres zonas de vida más representativas del área protegida. Para la selección de las zonas generales de trabajo, se analizó la cartografía disponible y en campo las características generales del estado del ecosistema, coberturas de bosque en buen estado, la elevación y las condiciones de acceso (Tabla 1-2).

Métodos

Caracterización de la vegetación

Una vez definidos y ubicados los bosques a las diferentes elevaciones, la selección de los puntos de muestreo en cada sitio de estudio se basó en el establecimiento de tres transectos lineales en cada franja de elevación con una longitud aproximada de 1000 m. Para la evaluación de la estructura de la vegetación del sotobosque, se establecieron 10 puntos en cada transecto, ubicados cada 100 metros de longitud. Estos puntos coinciden con los puntos de conteo marcados para los métodos de aves.

Con un distanciómetro láser Leica® DISTO™ A5 se tomó la altura del dosel o altura arbórea. Se eligió un individuo con la altura promedio del estrato más alto, y se usó la primera función “Pitágoras” (un solo triángulo recto) del distanciómetro para medir la mitad del árbol en los casos que se dificultó dirigir el láser directamente hasta la copa (Rangel 1997, Rudas A. 2006, 2009, Mitchell 2007). Para obtener la medida de la mitad del árbol con esta función, se requirió medir la diagonal desde el investigador hasta la mitad del tronco del árbol, y luego la horizontal desde el observador hasta el árbol seleccionado, con lo que se obtuvo una primera medida, seguidamente se midió la diagonal desde el observador hasta la base del árbol, y de nuevo la horizontal desde el observador hasta el árbol para obtener la segunda medida; estas dos medidas se sumaron para obtener la altura hasta la mitad del fuste, y finalmente esta medida se multiplicó por dos para hallar la altura total del individuo (Rudas A. 2006). La fórmula utilizada es AA (Altura del árbol al nivel del ojo) = DB (Distancia a la base del árbol * $\tan A$ (Tangente del ángulo del clinómetro).

Con un densitómetro de tubo se midió el porcentaje de cobertura de los estratos arbóreo y arbustivo, con base al campo visual del densitómetro que representaba el 100% (Rudas A. 2006, 2009). Se calcularon los valores de Cobertura (%) y se logró establecer el porcentaje de cobertura de los estratos analizados (Arbóreo y arbustivo) para el sitio de muestreo,

$$\% \text{ Cobertura Arbórea (\%COBA)} = \frac{\sum COB_Ai}{4n} \quad COB_Ai = \text{cobertura medidas del estrato arbóreo}$$

$$\% \text{ Cobertura Arbustivo (\%COBAv)} = \frac{\sum COB_Avi}{4n} \quad COB_sAi = \text{cobertura medidas del estrato arbustivo}$$

n = número puntos de muestreo en cuadrante

Para calcular la densidad de individuos en el estrato arbustivo, cada 100 metros en el transecto se proyectó una línea perpendicular a la cuerda que marca el muestreo, para delimitar cuatro cuadrantes, la cual se reconoce como la metodología del individuo arbustivo más cercano para el estudio de vegetación, con algunos ajustes (Figura 2-1). En cada cuadrante se eligió el individuo arbustivo más cercano (elementos arbustivos individuos de 1,5–5 m) al centro de los cuadrantes, se les midió la distancia al centro de los cuadrantes con un distanciómetro (decámetro) y el CAP (Circunferencia del tronco a la Altura del Pecho) con una cinta métrica para calcular a partir de este último el DAP

Capítulo 2

de los individuos. Se tomó la altura de los individuos arbustivos para obtener el promedio de altura del sotobosque.

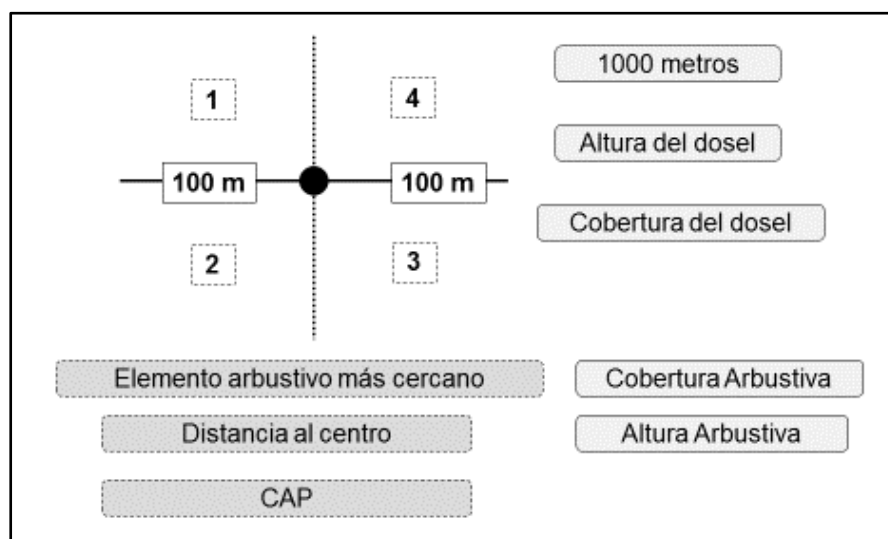


Figura 2- 1: Metodología del Individuo arbustivo más cercano para evaluar la estructura del Sotobosque. Adaptado de Mitchell (2007).

Análisis de Datos

Estructura de la vegetación.

Se usaron las medidas de distancia y CAP para obtener la densidad relativa de individuos del sotobosque para cada transecto y cada elevación, así como el área basal relativa de los elementos del sotobosque y la dominancia relativa.

Densidad: Es definida como el número de individuos presentes en un área definida. Para los cálculos empleados en esta investigación la densidad absoluta es definida como el número de individuos arbustivos del sotobosque en un área.

Distancia promedio (DPROM) = $\sum Di / 4n$ Di = distancias medidas n= número puntos de muestreo

DPROM = $\sqrt{1/DEN}$; Densidad absoluta (DEN) individuos/m² = $1/ (DPROM)^2$

Dominancia: La dominancia de los individuos presentes en los cuadrantes se mide según su área basal.

$$\text{Área Basal BA} = \pi \times r^2 = \pi \times (D/2)^2 = \pi \times D^2 \div 4 \text{ (para mediciones con diámetros D)}$$

Para este estudio se busca obtener el área basal de todos los individuos de cada transecto (ΣBA_SP), por lo tanto calculamos el área basal media para cada elevación, dividiendo el área basal total de los individuos por el número de mediciones realizadas.

La dominancia absoluta para cada transecto y franja se expresa como el área basal por unidad de área). Dominancia absoluta (DOMSP) = $DEN \times PROMBA \times 0,0001m^2$

Las medidas de frecuencia fueron expresadas en términos de las densidades (número de individuos de arbustos/hectárea) en cada elevación de estudio.

En cada conjunto de datos se comprobó la normalidad realizando una prueba de bondad de ajuste de Shapiro-Wilk y para aquellos que no cumplieron con los criterios de normalidad se usaron pruebas no paramétricas, también se comprobó la homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Levene.

Las variables de la estructura de vegetación como cobertura arbustiva y arbórea, altura del dosel y del sotobosque fueron comparadas mediante un análisis de varianza (ANOVA) y Kruskal Wallis con el fin de determinar la variabilidad entre transectos y elevaciones y poder establecer las diferencias entre los sotobosques de cada altura. Posteriormente se corrió una prueba Tukey, para conocer las muestras que presentaron diferencias significativas. Se hizo un análisis de componentes principales para definir si las elevaciones se agrupan solo en base a las variables de estructura de vegetación, también se realizó un análisis de correspondencia canónica para determinar si variables de estructura de la vegetación agrupaban la distribución de las comunidades de aves. Las pruebas estadísticas se hicieron en el programa Past v 2.16 (Hammer *et al.* 2001) y R Wizard v 1.1.

Se realizó un análisis de correspondencia canónico de las comunidades de aves del sotobosque de cada elevación, para determinar si existió alguna variable de estructura de hábitat que agrupara las abundancias de las especies.

Resultados

La caracterización de la estructura de la vegetación de los sitios de muestreo en cada elevación del PNN Las Orquídeas en el flanco pacífico del norte de la Cordillera Occidental, permitió definir algunas variables que disponen el hábitat de las comunidades de aves del sotobosque, y definir cuáles son más incidentes en la organización de la comunidad de aves.

Venados: Las elevaciones de esta localidad están entre 750 y 950 m, corresponde a la localidad de menor elevación y los elementos de la vegetación son propios de Bosque muy húmedo Tropical. La topografía está dominada por pendientes moderadas y leves sobre las quebradas; sectores más planos se localizan en las partes bajas, debido a la transición de tierras altas de la ladera andina y las partes planas del Choco biogeográfico. Las coberturas vegetales presentan un estado regular en varios sectores, se observó dominancia de bosques semiconservados entresacados que han sido objeto de tala selectiva; muestran varios estratos y doseles semiabiertos. Algunos potreros y zonas de cultivo cerca de las fincas y tambos indígenas. La altura de los árboles estuvo por encima de los 20 metros, con algunos elementos emergentes que pueden alcanzar los 40 m. La cobertura arbórea y arbustiva fue alta con valores superiores al 60 %. Se destacan la presencia de grandes árboles de las familias Sapotaceae, Fabaceae, Bombacaceae, Magnoliaceae, Meliaceae y Moraceae con abundancia de epifitas y bromelias sobre las ramas más altas. Las palmas (*Iriartea deltoidea*) también son un elemento sobresaliente. El sotobosque está dominado por helechos, heliconias, costáceas, aráceas y Cyclantaceas, además de varias lianas. Se presentan algunos claros por la caída de árboles y rastros de extracción selectiva. Los valores asociados con densidad y dominancia de arbustos, indican un alto volumen de componentes arbustivos (Tabla 2-1). Esta localidad presenta la mayor presión por parte de campesinos e indígenas que han alterado algunos sectores.

Calles: Las elevaciones de esta localidad están entre 1550 y 1800 metros. La topografía está dominada por pendientes altas y moderadas conformadas por el cañón del Río Calles; puntos más uniformes se localizan en las partes medias y altas de los filos. Los bosques y coberturas en buen estado se encuentran principalmente en las laderas y filos de las vertientes de las quebradas y ríos. La localidad de elevación media y los elementos de la vegetación corresponden a la zona de vida Bosque pluvial premontano. La altura de los árboles estuvo por encima de los 17 metros, con doseles semicerrados dominados por *Pouroma* sp, *Sauria* sp, *Clusia* spp, *Vismia* sp, *Eschweilera* sp, *Endlicheria* sp, *Guatteria* sp. y *Pouroma* sp., sotobosques densos, asociado a los valores de cobertura arbórea y arbustiva. Se nota uniformidad en la altura de los árboles del dosel con un sotobosque en apariencia más cerrado y con mayores elementos de helechos arbóreos, la abundancia de epifitas es

muy alta (bromelias, orquídeas, gesneriáceas, aráceas, ericáceas, musgos), cubren todos los sustratos. Resaltan las masas de vegetación colgante resultado de algunas ramas partidas que son sujetadas por varias lianas y permiten acumular vegetación muerta (propicio para el forrajeo de algunos grupos de aves). El estrato arbustivo es dominado por helechos, aráceas, acánthaceas y piperáceas, un suelo bastante húmedo con una capa de hojarasca. También se pueden observar “colchones” de musgo. La neblina domina casi todo el tiempo sobre las copas de los árboles, es una zona de condensación definida por su localización intermedia en el gradiente. Los valores relacionados con densidad y dominancia de arbustos muestran un sotobosque complejo (Tabla 2-1).

Morro Pelado: Esta localidad presenta las mayores elevaciones, entre 2500 y 2750ms, dentro de la zona de vida Bosque pluvial Montano bajo. La topografía está dominada por pendientes moderadas que dan forma a la quebrada Golondrinas, pocos sectores planos se localizan sobre el cauce de los afluentes y en la parte alta de los filos. Los bosques presentan un alto epifitismo con alturas del dosel por encima de los 14 metros y se presenta una continuidad en la cobertura hasta alcanzar los relictos de páramo. Este tipo de bosque se caracteriza por una alta humedad relativa que se evidencia con la presencia de espesa niebla que cubre las copas después de las once de la mañana, esto favorece una alta diversidad de epifitas (musgos, bromelias, orquídeas, líquenes), presentes en las ramas y cortezas, así como una gruesa capa de hojarasca en el suelo del bosque. Entre los elementos arbóreos se destacan *Quercus humboldtii* y representantes de los géneros *Ocotoea*, *Persea*, *Clusia* y *Weinmannia*. El pino colombiano *Podocarpus oleifolius* ocurre en las áreas más prístinas. En el estrato medio del bosque sobresalen helechos arbóreos (Cyatheaceae) y géneros como *Schefflera* y *Oreopanax*. Las familias más representativas del sotobosque son Rubiaceae, Ericaceae, Araceae y Poaceae con algunos sectores dominados por densos matorrales de *Chusquea* cf. *scadens*. La presencia de arbustos asociado a la densidad y dominancia tuvo valores medios, presentando sotobosques con más espacios, menos cobertura y menor densidad (Tabla 2-1).

De manera exploratoria se realizaron gráficos boxplot de cada variable de estructura de vegetación para definir aquellas con diferencias significativas entre las tres elevaciones. Las variables de cobertura y altura presentan diferencias importantes, mientras las asociadas a la densidad y dominancia de los elementos del sotobosque no representan cambios significativos (Figura 2-2).

Las distribuciones de los DAPs de los arbustos del sotobosque no presentaron diferencias significativas entre las elevaciones evaluadas (Kruskal-Wallis $H_{2,180}$, $p=0.578$). Los valores de áreas basales en arbustos presentaron similitud entre los sitios, por lo tanto no se presentaron diferencias significativas entre las medianas de esta variable (Kruskal-Wallis $H_{2,180}$, $p=0.850$).

Tabla 2- 1: Variables de estructura de Vegetación.

Variables	ELEVACIONES DE ESTUDIO								
	Venados (~850 m)			Calles (~1600 m)			Morro Pelado (~2600 m)		
	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3
Densidad de arbustos (ind/0.1ha)	326,1	353,9	247,1	258,9	342,7	402,2	220,9	292,2	363,1
Área Basal (m²)	11,7	6,6	9,1	8,5	7,2	4,8	9,6	11,5	3,3
Dominancia arbustos (m²)	38,2	23,7	22,2	21,9	24,7	19,3	21,3	33,6	12,1
Cobertura arboles (%)	78,8	64,4	76,2	62,2	61	67	65,5	61	70
Altura arbórea (m)	23,3 ± 5	20,7 ± 2	22,3 ± 5,3	20,1 ± 3,1	24,5 ± 4,5	17,1 ± 4,1	15,6 ± 3,8	15,9 ± 2,5	16,1 ± 3,3
Cobertura arbus. (%)	77,7	81	65	71,1	79	72,5	51,1	52,7	43,1
Altura arbustiva (m)	4,6 ± 1,7	4,3 ± 1,3	3,6 ± 0,9	5,2 ± 1,3	4,7 ± 1,2	4,5 ± 1	3,5 ± 4	3,4 ± 1	4 ± 1,6

* (T = Transecto)

Con respecto a la cobertura arbórea y arbustiva, ésta varía entre las elevaciones, y se relacionan de manera inversa en la mayoría de los transectos. A valores medios de cobertura arbórea, la cobertura arbustiva aumenta levemente, siendo Venados y Calles las elevaciones que presentan mayores porcentajes de cobertura arbustiva; al aumentar la elevación tiende a disminuir en la localidad de Morro Pelado. Respecto a la altura arbórea cuando se presentan mayores valores relacionados con un dosel de más metros se observa un aumento en la cobertura arbustiva y al disminuir la altura del dosel con la elevación también baja el porcentaje de cobertura arbustiva (Figura 2-3).

La tendencia en las tres elevaciones sobre la altura arbórea es a presentar mayores valores en la elevación media (Calles) y baja (Venados), mientras en Morro Pelado la altura del dosel es menor aunque con un aumento en la cobertura arbórea (Figura 2-3).

Aunque las densidades de arbustos variaron y mostraron un patrón diferente entre las elevaciones, no se evidenciaron diferencias significativas en la forma de las distribuciones de las distancias de los arbustos (Kruskal-Wallis $H_{2, 180}$, $p = 0.7258$). La densidad fue mayor en la elevación media (Calles) y estuvo altamente influenciada en los tres sectores por la dominancia de elementos arbustivos de tallos delgados, con follajes altos.

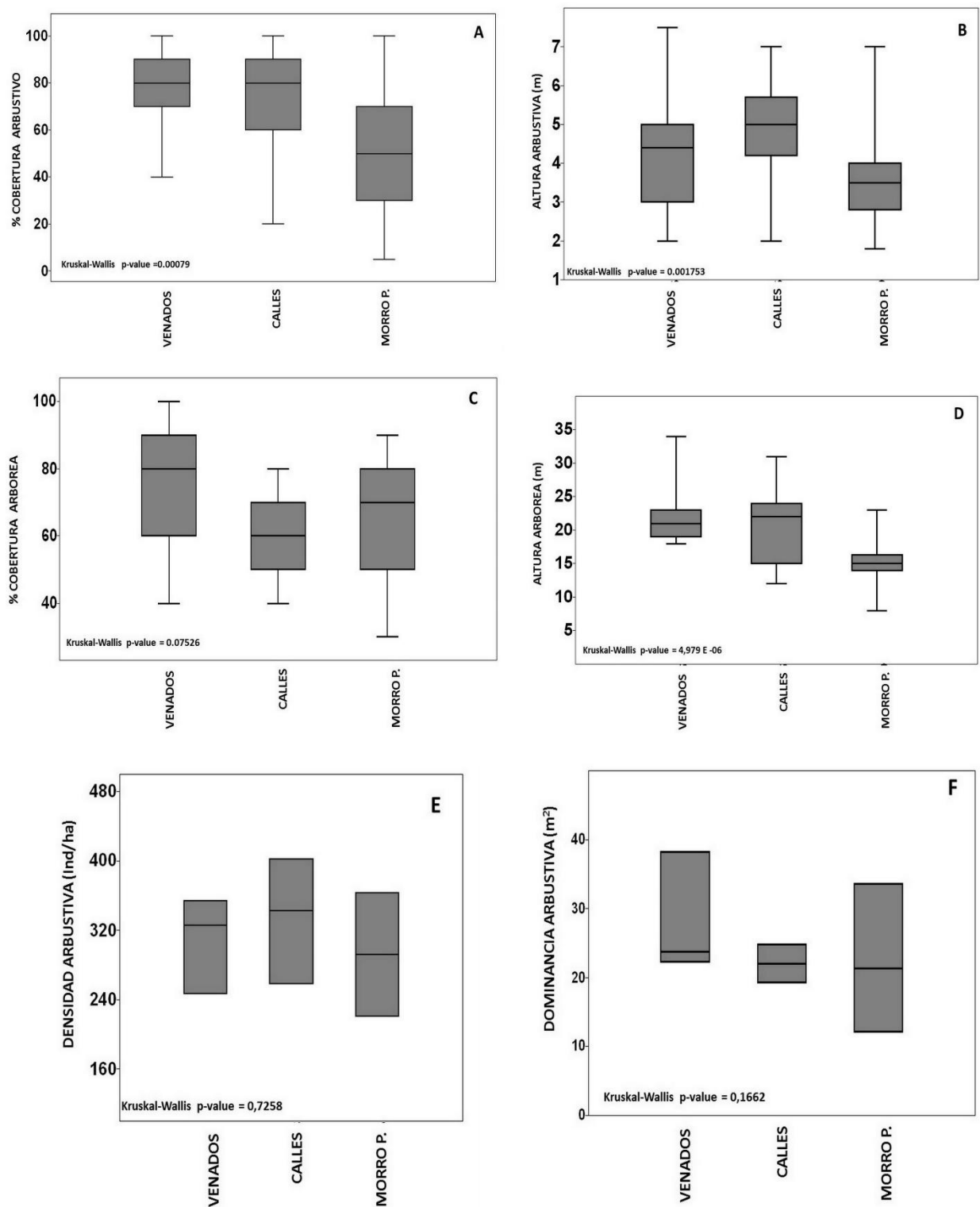


Figura 2- 2: Boxplot de las variables de estructura de hábitat analizadas en cada elevación. A: % Cobertura arbustivo; B: Altura arbustiva (m); C: % Cobertura arbórea; D: Altura arbórea (m), E: Densidad arbustiva (Ind/ 0.01 ha); F: Dominancia Arbustiva (m²). $P \leq 0,05$

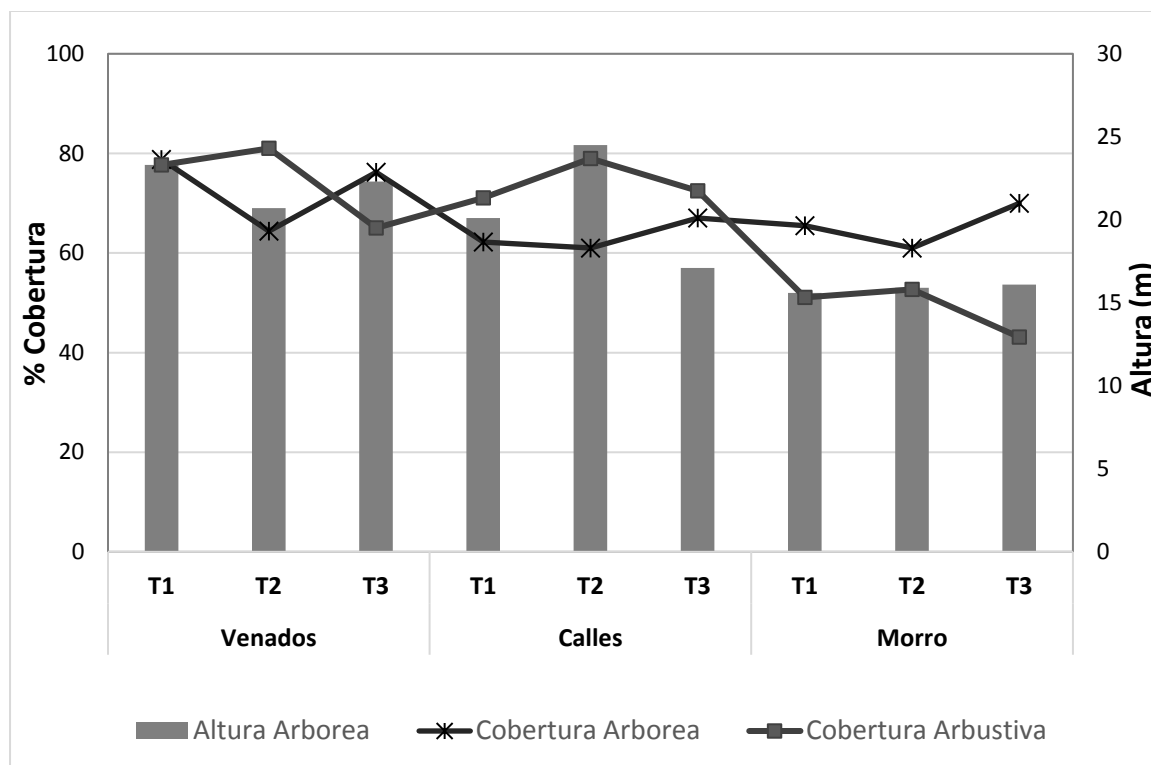


Figura 2- 3: Variación de las coberturas arbustivas y arbóreas respecto a la altura del dosel. (T= Transecto)

Se observa que cada una de las elevaciones tiene influencia de las variables de estructura del sotobosque y se alcanzan a identificar algunos grupos. El análisis de componentes principales permitió la identificación de patrones de asociación entre las elevaciones según las variables de estructura. Los primeros dos componentes del ACP explicaron el 70,2% de la varianza total. El primer componente con el 42,9%, reflejó una relación entre la cobertura arbustiva y altura arbórea. Las variables con mayor peso (con coeficiente mayor a 0,5) fueron: cobertura arbustiva, altura arbórea y altura arbustiva. Agrupo los transectos de Morro Pelado, así como el grupo de Calles, mientras que uno de los transectos de Venados muestra algunas relaciones con los valores obtenidos de Calles, indicando que pueden compartir patrones en el tipo de estructura (Figura 2-4).

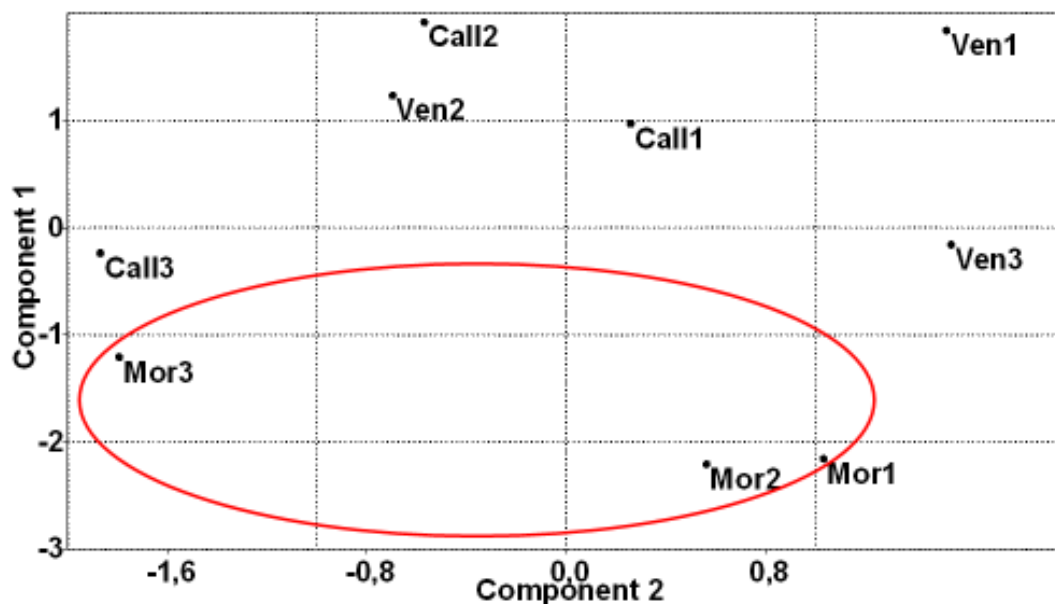


Figura 2- 4: Análisis de componentes Principales para las tres elevaciones según las seis variables de estructura de la vegetación del sotobosque (Cobertura, altura y Densidad). Ven= Venados; Call= Calles; Mor= Morro Pelado

Los resultados del análisis de correspondencia canonico demuestran que las variables de Cobertura arbustiva y altura arbórea están altamente relacionadas y explican en gran medida la variabilidad de los datos con un aporte del 75% al eje 1 y eje 2, también se observa la relación del área basal y la cobertura arbórea y parecen explicar la agrupación de la localidad Venados. Las tres comunidades de aves se diferencian de manera evidente y se agrupan en base a las variables de estructura de la vegetación. Por otro lado la localidad de Morro Pelado se agrupa de manera aislada en parte por presentar valores bajos para algunas de las variables de mayor peso, por lo tanto menos similitud al resto de los datos, dada su gran diferencia en el comportamiento de las variables altura arbustiva y cobertura arbustiva (Figura 2-5).

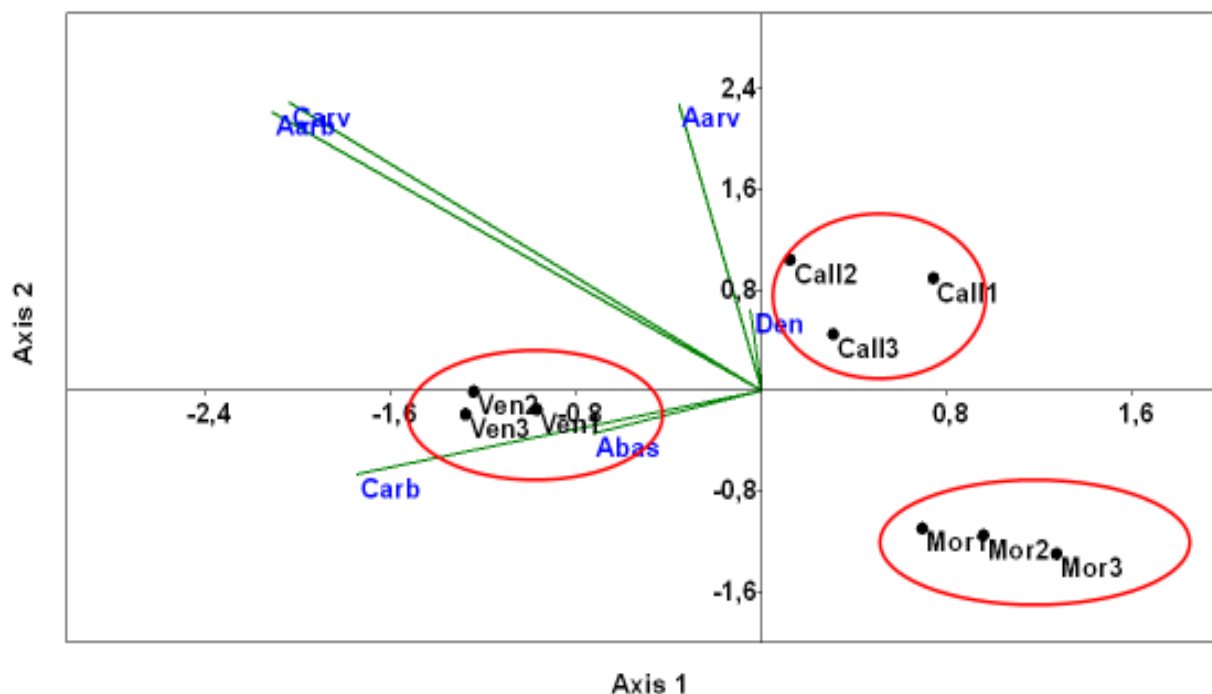


Figura 2- 5: Análisis de correspondencia canónica de las variables de estructura de vegetación y las comunidades de aves del sotobosque por transecto. Variables (Aarb: Altura arbórea; Aarv: Altura arbustiva; Carb: Cobertura arbórea; Carv: Cobertura arbustiva; Den: Densidad arbustiva), Elevaciones (Ven: Venados; Call: Calles; Mor: Morro Pelado)

Discusión

La selección de hábitat por las aves terrestres está influenciada fuertemente por la vegetación (Rotenberry 1985, Lee & Rotenberry 2005) y los recursos que esta proporciona para las funciones básicas de las especies (Jankowski *et al.* 2012). La vegetación en las montañas tropicales experimenta cambios marcados a través de los gradientes de elevación (Terborgh 1971, Patterson *et al.* 1998).

La mayor abundancia y diversidad de especies de aves en la elevación media (Calles) y baja (Venados), puede responder a los tipos de bosque y la estructura de la vegetación del sotobosque. Las especies de aves del sotobosque pueden encontrar allí mejores condiciones de hábitat y facilita sus actividades en el estrato bajo del bosque. El tipo y estructura de la vegetación responde a las

condiciones ecológicas presentes en un área, siendo un indicador de factores bióticos, físicos y antrópicos que ocurren en un espacio y tiempo establecidos (Etter 1994, Rangel y Velázquez 1997).

Las buenas condiciones de hábitat disminuyen los riesgos de depredación de jóvenes y adultos, proporciona alimento y proporciona condiciones de refugio. Los árboles más altos a su vez, proporcionan mayor heterogeneidad y disponibilidad de hábitat y recursos (Hamer *et al.* 2003, Serrada 2008, Ascuntar-Osnas *et al.* 2010). También, mayores valores de cobertura del estrato arbóreo y de altura del dosel, reduce la cantidad de luz en el sotobosque (Martens *et al.* 2000), y atenúa los cambios diarios de humedad (Schulz & Adams 1995).

Los datos de área basal mostraron valores similares en las distribuciones diamétricas en las tres elevaciones, mientras que las coberturas si se diferenciaron, aspecto que puede estar relacionado con las variaciones en la intensidad solar en la elevación respecto al gradiente. El definir la estructura comunitaria de la vegetación, en este caso del sotobosque, permite establecer el ordenamiento a nivel vertical y horizontal de sus componentes. Los atributos medibles para reflejar esta organización son el análisis de distribución en clases de variables como DAP, altura, densidad, cobertura (Rangel & Velázquez 1997). Las tres elevaciones del flanco pacífico obviamente presentan diferencias en la composición de las especies de la vegetación del sotobosque, sin embargo el no encontrar diferencias significativas en las variables de densidad, dominancia y área basal de los componentes arbustivos nos indican que la organización y la disposición de los elementos que hacen parte del sotobosque son similares en las tres elevaciones, permiten una conformación de sotobosque y una distribución del espacio similar, un buen estado de conservación, características que sirven de hábitat favorables para las comunidades de aves del sotobosque presentes en las tres elevaciones. Estos resultados facilitan la comprensión de la dinámica de la vegetación en los sotobosques, así como interpretar el estado de este tipo de hábitat en el área protegida.

Las tres elevaciones presentaron diferencias en estructura de la vegetación, relacionadas con la cobertura, que permiten establecer variaciones relacionadas con el rango altitudinal de las franjas. En general la cobertura arbustiva disminuye en la mayor elevación, al igual que la altura arbórea. Aunque no presentaron diferencias significativas, la densidad y dominancia arbustiva se ven favorecidas por la disminución en la altura del dosel y permite una mayor entrada de luz facilitando el crecimiento de un mayor número de componentes del sotobosque y por lo tanto las variables altura arbórea y cobertura arbustiva se relacionan. La elevación en el gradiente determina un papel importante en el porte de la vegetación y permite que los árboles alcancen una mayor altura. De esta

Capítulo 2

manera, la estructura de la vegetación y la altura arbórea determinará las condiciones microclimáticas a lo largo del gradiente borde-interior (Schulz & Adams 1995, Martens *et al.* 2000) y por ende la diversidad y abundancia de las especies de aves del sotobosque.

Con el análisis de correspondencia canónica fue posible evidenciar cuales variables están explicando la posible agrupación de las especies de aves del sotobosque. A partir de los resultados obtenidos con este análisis (Figura 2-5), las variables de vegetación que están jugando un papel en la ordenación de las especies de aves son las asociadas a la altura arbórea, la cobertura arbustiva y la cobertura arbórea.

A nivel geográfico, la distribución de los tipos de vegetación puede variar tanto latitudinal como altitudinalmente, evidenciando cambios en los patrones del clima y siendo más vulnerables las coberturas vegetales asociadas a sectores donde el clima cambie más rápido. En bosques tropicales, la altura y cobertura arbórea influyen en la cantidad de radiación lumínica que llega al sotobosque. La radiación solar no falta en ningún ecosistema terrestre y puede variar la cantidad. En aquellas coberturas en que esta cantidad es reducida, se obtienen formas de tallo esbeltas y en las que es abundante formas achaparradas (Serrada, 2008). Varios aspectos inciden en la variación lumínica como la latitud, la exposición o la nubosidad, pero donde siempre se produce una reducción es bajo la cubierta del dosel de copas de formaciones arbóreas (Serrada, 2008).

Una variable que puede incidir en la estructura de la vegetación del sotobosque y que no fue valorada es la pendiente. En un área como el PNN Las Orquídeas, sin variar la altitud y dentro de una disposición orográfica compleja, la influencia de esta variable sobre la vegetación es muy trascendente (Serrada, 2008). Esta influencia se manifiesta en los factores edáficos e influye en relación con la cantidad de radiación recibida, aumentada o disminuida según la exposición (Serrada, 2008). Con respecto al PNN Las Orquídeas, fisio-geográficamente se considera una zona colinada, fuertemente disectada y con pendientes del 75% y aún mayores, principalmente en el sector norte y oriental. Las pendientes menores se encuentran en las elevaciones más bajas y en los valles de los ríos.

Al analizar la relación de las comunidades de aves con la composición de árboles y la estructura de la vegetación a través de un gradiente de elevación de 2600 m en el lado oriental de los Andes peruanos, Jankowski *et al.* (2013) encontraron una concordancia entre la riqueza de árboles con la riqueza de la avifauna, principalmente en elevaciones medias y altas; además observaron que las zonas con alto recambio de especies coinciden para aves y árboles. La variación en la similitud de

aves fue explicada por cambios en la estructura de la vegetación, la composición de árboles y la elevación. La estructura de la vegetación en el PNN Las Orquídeas influyó en las comunidades de aves del sotobosque y se relaciona con variables ambientales y ecológicas que van a permitir la presencia de ciertas especies en el sotobosque. Jankowski *et al.* (2013), también atribuye una relación con la productividad primaria y los grupos de forrajeo presentes dando mayor relevancia a los insectívoros y catalogados como omnívoros.

La disminución de la diversidad de aves con la elevación altitudinal también está relacionada con la reducción en la altura del dosel y la complejidad estructural de la vegetación (MacArthur & MacArthur 1961, Goetz *et al.* 2007, Jankowski *et al.* 2013), relación que también fue identificada en el flanco pacífico de la Cordillera Occidental. El reajuste de la estructura vertical del bosque afecta la disponibilidad de ciertos recursos de forrajeo, como el caso de las aves insectívoras (Jankowski *et al.* 2013). La estructura y composición de la vegetación influye en los tipos de distribución de especies dentro de sus rangos de elevación (Jankowski *et al.* 2012)

Algunos estudios han evaluado las variaciones en la oferta de recursos en bosques de edades diferentes, algunos en regeneración y otros en estados avanzados para las aves insectívoras, encontrando diferencias en la disponibilidad de recursos a través del gradiente de madurez (Naranjo & Chacon de Ulloa 1997). Esas variaciones se relacionan con la fisionomía de bosques de sucesión temprana y tardía y ofrecen una base segregada para especies especializadas como las familias *Thamnophilidae*, *Furnariidae* y *Troglodytidae*, bien representadas en los sotobosques de las tres elevaciones.

3. Capítulo 3

Grupos tróficos y gremios de forrajeo de aves del sotobosque como función organizadora de las comunidades de aves sobre el flanco pacífico al norte de la Cordillera Occidental de Colombia.

Introducción

La alta riqueza de especies de aves en hábitats neotropicales se relaciona con la gran oferta de recursos de forrajeo. Entre el 20 -35% de las especies de bosques tropicales consumen alguna combinación de frutos, insectos y néctar, que muestra la tendencia de varias especies a la categoría que algunos autores han clasificado como omnívoro (Karr 1975, Karr & Brawn 1990).

Algunos grupos tróficos presentan mayor afinidad hacia ciertos estratos de los bosques neotropicales naturales, como los frugívoros al sotobosque y dosel, los insectívoros del suelo y los carnívoros del dosel (Tscharntke *et al.* 2008). La preferencia de estas especies se relaciona con la susceptibilidad de los miembros de estos grupos. Son más dependientes del bosque, forrajean sobre o cerca al suelo, limitada capacidad de dispersión (Kattan *et al.* 1994, Stouffer y Bierregaard 1995a, Ribón 2003, Lees y Peres 2010, Gomez Bernal 2012), son características propias de las aves del sotobosque. Stiles & Roselli (1998), determinaron que los gremios de forrajeo del dosel pueden estar subrepresentados, mientras que en el sotobosque se presenta una posible sobrerrepresentación.

Se ha identificado que los ensamblajes de aves del sotobosque y el dosel se diferencian en su organización trófica (Sherry 1984). Por un lado el sotobosque es dominado por especies de aves insectívoras, mientras en el dosel predominan las especies frugívoras (Pearson 1971, Bierregaard 1990, Blake *et al.* 1990, Robinson & Terborgh 1990, Naka 2004). La información sobre la organización trófica de las aves, es importante en el entendimiento de la relación entre la vegetación y las variables climáticas con la comunidad de aves en ambos estratos del bosque (Naka 2004). Las especies explotan distintos recursos y para esto emplean diferentes técnicas, substratos o tipos de

vegetación para conseguir su alimento, esto indica que varias especies pertenecen a más de un gremio (Stiles & Roselli 1998), este ajuste evita utilizar categorías de gremios compuestos, separar especies que explotan un mismo recurso o incluir en el mismo gremio a especies que usan diferentes recursos, técnicas, sustratos o hábitats (Stiles & Roselli 1998).

Inicialmente algunos estudios sobre el aprovechamiento de recursos por aves del sotobosque exponen una dicotomía especialistas-generalistas, pequeños frugívoros de sotobosque alimentándose de manera oportunista y grandes frugívoros de dosel más especialistas (McKey 1975, Howe & Estabrook 1977), por lo tanto algunos autores han insinuado que los frugívoros probablemente no son un importante componente de la fauna del sotobosque (Janzen 1977), por la baja disponibilidad de frutos. Estas observaciones asociadas con un corto periodo de actividad reproductiva de plantas de sotobosque en un área de manera limitada (Wong 1986) influyen de manera sesgada en los resultados. Sin embargo, las aves del sotobosque también pueden ser altamente selectivas en la selección de frutos (Moermond & Denslow 1985, Loiselle & Blake 1990, Rosselli 1994), ya que gran parte de las semillas de plantas en los bosques húmedos neotropicales son dispersadas por animales, específicamente en los bosques premontanos del Chocó, el 90% de las plantas del sotobosque dependen principalmente de la dispersión de semillas por parte de las aves (Hilty 1980).

La especialización en el aprovechamiento de un tipo de recurso requiere una técnica de forrajeo que combine las características morfométricas, la estrategia de búsqueda del alimento y la experiencia individual (Gill 2003). Algunas clasificaciones definidas en el tipo de alimento consumido, pueden ser muy generales como la otorgada en las categorías: insectívoros, frugívoros (incluye semilleros) y nectarívoros planteadas en algunos estudios para las aves de los Andes (Terborgh 1977). Sin embargo, lo recomendable es utilizar “Equivalentes de especies” para elaborar perfiles de los hábitos alimentarios de los sitios y obtener el total de la contribución de los alimentos en el perfil alimentario de la comunidad, de manera separada para los grupos de dieta y los gremios de forrajeo (Stiles & Rosselli 1998).

En 1967, Richard Root definió formalmente los gremios como un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales de una manera similar. Este término agrupa especies que se superponen significativamente en sus requerimientos de nicho, sin importar su posición taxonómica (Root 1967), una clasificación más acorde a nivel ecológico.

El tipo de recurso aprovechado por las aves y la forma de obtenerlo son dos aspectos importantes para clasificar las comunidades en gremios de forrajeo y tener una idea más clara del papel que

Capítulo 3

desempeña cada grupo dentro de la comunidad y las especies que lo conforman. La estructura de la vegetación permite la oferta de un determinado tipo de substratos que son importantes en el particionamiento de los recursos para las comunidades de aves tropicales (Remsen 1985, Remsen & Robinson 1990) y para cada tipo de substratos también un determinado comportamiento de forrajeo (Remsen & Robinson 1990) y definir grupos de especies dentro de tipos de comunidades discretas a lo largo del gradiente (Jankowski *et al.* 2009).

La exclusión competitiva local, la segregación espacial de congéneres entre hábitats y el reemplazo geográfico de especies cercanas, puede aumentar la diversidad a una escala local y también más grande (regional) (Graves & Gotelli 1993). Se espera que este tipo de competencia sea más marcada entre especies morfológicamente similares, miembros del mismo género (Graves & Gotelli 1993), aunque al interior de familias diversas como *Thamnophilidae* y *Tyrannidae* se pueden presentar diferencias. Por esto conocer la composición de especies del sotobosque y su clasificación gremial a través del ámbito de elevación nos podrá dar una idea de la organización para reducir este tipo de competencia, se espera que congéneres similarmente ecológicos no se solapen en sus distribuciones (Graves & Gotelli 1993).

Al identificar la organización trófica y gremial de una comunidad, se podrán identificar posibles cambios y alteraciones a niveles superiores desde una visión de la comunidad misma o de tipo más detallado desde las especies que las conforman, teniendo como base que la fenología, la oferta de recursos y las interacciones tróficas son relaciones que son susceptibles al cambio climático (Crick 2004).

Área de Estudio

La zona de trabajo se localiza en el Parque Nacional Natural Las Orquídeas, ubicado en el noroccidente colombiano en el flanco occidental de la Cordillera Occidental y es el único PNN con jurisdicción completa en el departamento de Antioquia. Tiene una extensión aproximada de 32.000 has, de las cuales 7.223 (22,5%) pertenecen al municipio de Urrao, 23.232 (72,6%), al municipio de Frontino y 1.545 (4,8%) al municipio de Abriaquí. Se encuentra entre las coordenadas geográficas 6° 30' - 6° 41' de latitud norte, y 76° 07' - 76° 24' de longitud oeste y abarca un gradiente altitudinal entre los 300 y 3.550 m (PNN Las Orquídeas 2013) (Figura 1-1).

El Parque se encuentra en el ámbito de la región Pacífica Colombiana, caracterizada como uno de los lugares de mayor precipitación, regulando una gran cantidad de agua que se manifiesta en su compleja red hídrica, la cual confluye en el río Murri, afluente del río Atrato. Los principales ríos del Parque son el Chaquenodá, Carauta, Quiparadó, Jengamecodá, Calles, Venados, Polo y San Mateo (PNN Las Orquídeas 2013).

El PNN Las Orquídeas es la única área protegida nacional que hace las veces de puente entre las masas continentales de Centro y Sur América, lo que ha permitido la existencia de una gran especiación y variación genética en el área protegida (Cogollo *et al.* 2000). A escala regional, los bosques naturales del Parque Nacional Natural Las Orquídeas generan conectividad entre la selva húmeda tropical y las coberturas andinas de la parte alta de la Cordillera Occidental. La masa boscosa que cumple esta función es fundamental para mantener el flujo de especies animales y los procesos ecológicos de los distintos ecosistemas (PNN Las Orquídeas 2013).

Se destaca por conservar una alta diversidad biológica y cultural con representación de los ecosistemas de Selva húmeda tropical, Bosque andino y Bosque subandino, dentro de la zona denominada complejo Choco Biogeográfico considerada como uno de los lugares más biodiversos del neotrópico (Tabla 1-1)(PNN Las Orquídeas 2013). Estos ecosistemas corresponden a las zonas de vida y biomas descritos por Holdridge (1996) e IDEAM *et al.* (2007), respectivamente, que se muestran en la figura 1-2.

Sitios de estudio (elevaciones seleccionadas)

En el PNN Las Orquídeas predominan las áreas de bosque primario y en los sectores con pobladores se han desarrollado algunos focos de intervención, principalmente cerca de los ríos Calles y Venados. Para abarcar el continuo de bosque a nivel altitudinal, se definieron tres sitios de estudio.

Los sitios seleccionados corresponden a tres franjas de elevación del PNN Orquídeas, asociadas a las tres zonas de vida más representativas del área protegida. Para la selección de las zonas generales de trabajo, se analizó la cartografía disponible y en campo las características generales del estado del ecosistema, coberturas de bosque en buen estado, la elevación y las condiciones de acceso (Tabla 1-2).

Métodos

Métodos de Muestreo

La selección de los puntos de muestreo en cada sitio de estudio se basó en el establecimiento de tres transectos lineales en cada franja de elevación con una longitud aproximada de 1000 m. Para la evaluación de las aves, se empleó el método de puntos de conteo, estableciendo 10 puntos de conteo cada 100 metros de longitud, con un radio fijo de 50 m (Ralph *et al.* 1996, Bibby *et al.* 2000).

Los puntos de conteo se identificaron con cinta de color, y en cada uno de ellos se tomaron las coordenadas y su altitud, utilizando un Sistema de Posicionamiento Global (GPS). En cada punto se emplearon 15 minutos totales de muestreo, con hora de inicio desde la 06:00 am. Durante los 15 minutos se registraron todas las aves observadas empleando binoculares Bushnell (8 x 42) y escuchadas y de manera alterna se realizaron grabaciones de 10 minutos con una grabadora Tascam DR 100 MK y un micrófono unidireccional Senheiser ME 66. Para todo individuo que fue avistado y aquellos que se encontraban saliendo o entrando al punto de observación, se anotó además la ubicación y comportamiento del ave (en el suelo, volando, forrajeo, altura sobre el suelo o perchado).

Se realizaron dos jornadas de muestreo para cada transecto. Adicionalmente se desarrollaron dos jornadas de captura con ocho redes de niebla de 12 m de largo x 2.5 m de ancho, 3.6 mm ojo de malla en cada una de las franjas de elevación, operando las redes desde las 06:00 hasta las 14:00 h. Las aves capturadas se identificaron a nivel de especie y se tomaron medidas generales con un calibrador 0.1 mm siguiendo el protocolo de Rasgos Funcionales en Aves sugerido por López-Ordoñez *et al.* (2015).

Esta combinación de métodos incrementa la probabilidad de detección de especies del sotobosque, además de obtener datos de abundancia y proporciona un medio relativamente confiable y replicable para la evaluación del estado de conservación, debido a los análisis cuantitativos de la composición y estructura de la avifauna a nivel del paisaje (Stiles & Rosselli 1998, Villareal *et al.* 2006, Rosselli *et al.* 2017).

Las aves observadas, fotografiadas, escuchadas y capturadas fueron identificadas hasta el nivel de especie mediante el uso de varias guías Hilty & Brown (1986), Restall *et al.* (2006) y siguieron la taxonomía de la South American Clasification Committee (Remsen *et al.* 2017). Las grabaciones fueron analizadas con el programa Avisoft SAS Lab y Raven Pro 1.5 2014 y posteriormente se

compararon con material de referencia: Guías Sonora de las Aves de los Andes Colombianos (Alvarez *et al.* 2007), en la base de datos Xenocanto (<http://www.xeno-canto.org/>) y la ayuda de investigadores expertos.

De todas las especies de aves registradas se definieron las especies del sotobosque como aquellas que utilizan de manera exclusiva o en gran parte un recurso del suelo o estrato inferior (hasta 3 y 5 metros según el tipo de bosque) por observación directa de esos usos o por consulta de bibliografía para aquellas que los registros son solo de tipo auditivo (Hilty & Brown 1986, Terborgh *et al.* 1990, Stouffer & Bieeregaard Jr. 1995 a-b, Young *et al.* 1998, Salaman 2001, Restall *et al.* 2006)

Se estableció una matriz de las especies asignadas al sotobosque y cada una se incluyó en un grupo trófico y en un gremio de forrajeo en base a las observaciones obtenidas en campo, aspectos de comportamiento citados en otras investigaciones y una revisión de información de estudios de organización trófica. El esquema de clasificación para Grupo trofico se establecio exclusivamente en el tipo de alimento o dieta consumida por la especies; En el caso de Gremio de Forrajeo se fundamenta en las especies que explotan la misma clase de alimento de una manera similar, analizando donde y como es obtenido (Root 1967). Esta asignación maneja el concepto de gremio de forrajeo complementado con los grupos tróficos generales asignados para aves y los comportamientos de forrajeo de aves terrestres (Root 1967, Stiles 1983, Hilty & Brown 1986, Wong 1986, Remsen & Robinson 1990, Terborgh *et al.* 1990; Stiles & Skutch 1995, Stouffer & Bierregard 1995, Stiles & Rosselli 1998, Naka 2004, Rosselli *et al.* 2017).

Las especies que incluyen diferentes tipos de alimento dentro de su dieta pertenecen a dos o mas Grupos Troficos, pero pueden obtener cada tipo de recursos en diferentes proporciones, en estos casos se sigue lo recomendado por Stiles (1983b) y Stiles & Rosselli (1998) y usar “equivalentes de especies” que consiste en definir aproximadamente las proporciones que representa en la dieta cada ítem de alimento que la especie obtiene. En cada Grupo Trofico con la suma de los números y las proporciones se obtendra el número de equivalente de especies que consumen este alimento en la comunidad (Stiles1983b, Stiles & Rosselli 1998).

La asignación de los Gremios de Forrajeo siguió el mismo procedimiento, teniendo en cuenta que así como varias especies aprovechan distintos recursos, usan una variedad de comportamientos, substratos y tipos de vegetación para lograr una mayor eficacia en la obtención de alimento

Capítulo 3

(Stiles 1983b, Stiles & Rosselli 1998). Aunque varios estudios consideran unificar gremios o utilizar el gremio “omnívoro” como categorías, aquí no se emplea por considerar que se pierde el detalle al momento de analizar cada una de las especies del sotobosque y por lo tanto no se conocería el comportamiento de cada uno de los componentes de la comunidad (Stiles & Rosselli 1998).

Análisis de datos

Se estableció la riqueza específica de cada grupo trófico y gremio de forrajeo para cada elevación y se estimó el porcentaje de cada gremio dentro de las comunidades de aves del sotobosque. Se analizó el peso de los gremios de forrajeo en cada elevación y se comparó con cada una de las elevaciones para determinar si varía la organización gremial a través de la zona de estudio. A través de diagramas de barras se identificaron en la composición entre gremios.

Se estableció el peso de cada grupo trófico y gremio de forrajeo en la comunidad a través del porcentaje de abundancia de las especies que conforman cada una de las categorías, sobre el número de individuos total registrado.

$$\text{Peso Grupo Trófico \%} = \frac{\sum AbE (GT) * 100}{Ab T Com}$$

Donde, AbE (GT): Abundancia de cada especie dentro del Grupo trófico

Ab T Com: Abundancia Total de la Comunidad de Aves del Sotobosque

$$\text{Peso Gremio de Forrajeo \%} = \frac{\sum AbE (GF) * 100}{Ab T Com}$$

Donde, AbE (GF): Abundancia de cada especie dentro del Gremio de forrajeo

Ab T Com: Abundancia Total de la Comunidad de Aves del Sotobosque

Resultados

Por medio del esquema se definieron seis grupos tróficos para las aves del sotobosque en las elevaciones de estudio, los cuales se identifican según seis tipos de alimento (Figura 3-1).

Grupo Trófico: Frutos (**F**)

Grupo Trófico: Insectos e invertebrados Pequeños (**IP**)

Grupo Trófico: Insectos, invertebrados grandes y vertebrados pequeños (**IV**)

Grupo Trófico: Néctar (**N**)

Grupo Trófico: Semillas (**S**)

Grupo Trófico: Vertebrados medianos y grandes (**V**)

Gremios de Forrajeo

Doce gremios de Forrajeo se caracterizaron para las comunidades de aves del sotobosque en las tres elevaciones:

- **Gremio Consumidores Frutos y Semillas del suelo y Sotobosque bajo (FSue):** En este gremio se asignan las especies que se desplazan por el suelo del bosque y sotobosque bajo caminando o a través de vuelos cortos sobre las ramas bajas en busca de semillas y frutos caídos entre la hojarasca, la búsqueda es principalmente por medio del pico y algunas veces, con la ayuda de las patas remueven hojas y tierra.
- **Gremio Frugívoros arbustivos Rebuscadores (FArbReb):** En este gremio se clasifican las especies que se desplazan sobre la vegetación arbustiva del sotobosque en busca de frutos disponibles, los obtiene principalmente por búsqueda y los alcanzan directamente con el pico moviéndose a través de las ramas.
- **Gremio Frugívoro arbustivo de vuelo “Salliers” (FArbSal):** En este gremio se clasifican las especies que sobre la vegetación arbustiva se alimentan de frutos disponibles, los ubica de manera visual y los obtiene principalmente por realizar un vuelo corto para tomar el fruto con el pico y moverse a la misma u otra percha.
- **Gremio Insectívoro del Suelo (InsSue):** Agrupa a las aves que se desplazan por el suelo del bosque y ramas muy bajas por medio de saltos, caminando o cortas carreras en busca de presas pequeñas de artrópodos, insectos e invertebrados pequeños que obtiene con el pico o escarbando en el suelo con ayuda de las patas.

- **Gremio Insectívoro seguidor de Hormigas (InsHor):** Agrupa a las aves que se desplazan por el suelo del bosque y a través de ramas bajas, asociado a los ejércitos de hormigas que caminan por el suelo, para consumir artrópodos, insectos e invertebrados que huyen ante el avance de las hormigas. Muy activos bajan al suelo y salen al follaje y ramas bajas por medio de vuelos rápidos para obtener las presas con el pico.
- **Gremio Insectívoro de follaje Rebuscadores (InsArbReb):** Incluye las aves que inspeccionan, rebuscan, investigan y capturan presas pequeñas de artrópodos, insectos o invertebrados sobre las ramas, hojas, terminaciones de ramas y hojas muertas debajo del dosel, lo hacen posadas o aferradas sobre una parte del follaje.
- **Gremio Insectívoro de Vuelo corto “Salliers” (InsSal):** Las aves que desde una percha planean, revolotean, vuelan, realizan vuelos suspendidos, saltan y hacen salidas para atacar y capturar las presas pequeñas (artrópodos, insectos e invertebrados) y volver a la misma percha o aterrizan en alguna otra cercana debajo del dosel.
- **Gremio Insectívoro de Corteza (InsCor):** Las aves que se aferran de manera vertical a las superficies de árboles y troncos secos y ascienden inspeccionando o removiendo las cortezas en busca de artrópodos, insectos e invertebrados ocultos en estas superficies. Para obtenerlos pueden picotear, golpear, martillar, levantar la corteza e introducir sus picos o lenguas.
- **Gremio Insectívoro follaje presas grandes (InsFG):** En este gremio se incluyen las especies con una dieta de artrópodos e insectos grandes y en algunos casos pequeños vertebrados. Se desplazan o esperan sobre la vegetación del sotobosque y ramas bajas a través de vuelos o saltos cortos, alcanzan su alimento directamente con el pico.
- **Gremio Nectarívoro (Nect):** Incluye a las especies de aves que se alimentan principalmente de néctar de las flores ofertadas en el estrato interior y más bajo del bosque, principalmente Colibríes (Familia: Trochilidae) y mieleros.
- **Gremio consumidor de Semillas Gramíneas y Asteráceas (SemGA):** Considera las especies que se alimentan de las semillas principalmente de las familias Asteraceae y

Gramineae y las toman directamente de las inflorescencias, colgándose o posándose sobre la planta.

- **Gremio Cazadores (Caz):** Incluye las especies que se alimentan de vertebrados pequeños o medianos que acecha y persigue, los obtiene por captura con las garras, en ramas medias y bajas desplazándose al interior del bosque a través del vuelo.

Todas las especies fueron asignadas en un Grupo Trófico (Anexo2), con una amplia dominancia del Grupo Insectos e Invertebrados Pequeños (IP), un modelo de recurso abundante que persiste en las tres elevaciones (Figura 3-1). Doce gremios de forrajeo fueron identificados para las comunidades de aves del sotobosque de las tres elevaciones (Anexo 2). Solo la localidad de Venados conto con representantes en los doce gremios, mientras Calles con once y Morro Pelado con especies en nueve gremios, lo que indica la pérdida de gremios a medida que se asciende en la elevación.

Los Gremios de Forrajeo con mayor riqueza en las tres elevaciones son el Insectívoro de Follaje Rebuscadores (InsArbReb) en la elevación Venados con 16 especies, e Insectívoro del Suelo (InsSue) en Calles y Morro Pelado con valores alrededor de las 21 y 20 especies respectivamente, los gremios siguientes a nivel de riqueza variaron en el orden en cada elevación, pero incluye a los Insectívoros de vuelo corto “Salliers” (InsSal), Frugívoros Arbustivos Rebuscadores (FArbReb), Frugívoros Arbustivos de Vuelo (FArbSal), Nectarívoro (Nect), Consumidores de Frutos y semillas del suelo (FSue) (Tabla 3-1).

El Peso de cada Grupo trófico en las comunidades relaciona la riqueza con la abundancia de las especies y permite identificar los Grupos con mayor representatividad en las comunidades y analizar la organización de las especies según la disponibilidad de recursos (Figura 3-1).

Dentro de los cuatro Grupos Troficos con mayor peso en las comunidades domina el Grupo Trófico de Insectos Pequeños (IP) aprovechados por las aves por medio de diferentes estrategias, por lo tanto esta organización encontrada permite una repartición de los recursos a través de las elevaciones.

Capítulo 3

Tabla 3- 1: Riqueza de aves de sotobosque por Gremio de Forrajeo (G.F.) en el flanco pacifico del norte de la Cordillera Occidental. Los gremios con mayor número de especies son Insectívoro del Suelo (InsSue), Insectívoro de Follaje rebuscadores (InsArbReb) e Insectívoros de vuelo corto (InsSal). Nueve de los doce G.F. ocurrieron en las tres elevaciones.

GREMIOS DE FORRAJEIO (GF)	Venados (~ 850 m)		Calles (~ 1600 m)		Morro Pelado (~ 2600 m)	
	Riqueza	% GF	Riqueza	% GF	Riqueza	% GF
Consumidores frutos y Semillas del suelo y Sotobosque Bajo (FSue)	4,8	6	4,7	5,1	4,5	6,6
Frugívoros Arbustivos Rebuscadores (FArbReb)	6	7,5	6,5	7	6	8,8
Frugívoros Arbustivos de vuelo “Salliers”(FArbSal)	6,5	8,13	5	5,3	1,5	2,2
Insectívoro del Suelo (InsSue)	14,3	17,81	21,3	22,7	20,25	29,8
Insectívoro seguidor de Hormigas (InsHor)	3,5	4,38	1,2	1,3	-	-
Insectívoro de follaje Rebuscadores (InsArbReb)	16,8	20,94	17,5	18,7	11,5	16,9
Insectívoro de vuelo corto “Salliers” (InsSal)	14	17,5	19	20,2	15	22,1
Insectívoro de Corteza (InsCor)	2,5	3,12	5	5,3	3	4,4
Insectívoro follaje presas grandes (InsFG)	4	5	5,5	5,9	1,2	1,8
Nectarívoro (Nect)	5,5	6,88	7	7,4	5	7,4
Consumidor de Semillas Gramíneas y Asteráceas (SemGA)	1,75	2,19	1	1	-	-
Cazadores (Caz)	1	1,25	-	-	-	-
TOTAL	80	100	94	100	68	100

El análisis de Kruskal-Wallis identificó que el peso de cada gremio de forrajeo no mostró diferencias entre las comunidades de aves del sotobosque para cada elevación altitudinal ($H= 22,7$ $p= 0,8953$). Se observa un patrón que se mantiene para las tres elevaciones en el cual cuatro gremios son los de mayor peso, con diferencias leves en el porcentaje (Figura 3-2). Los Gremios que no están presentes en las tres alturas aportan un valor muy bajo en las alturas en las cuales se distribuyen.

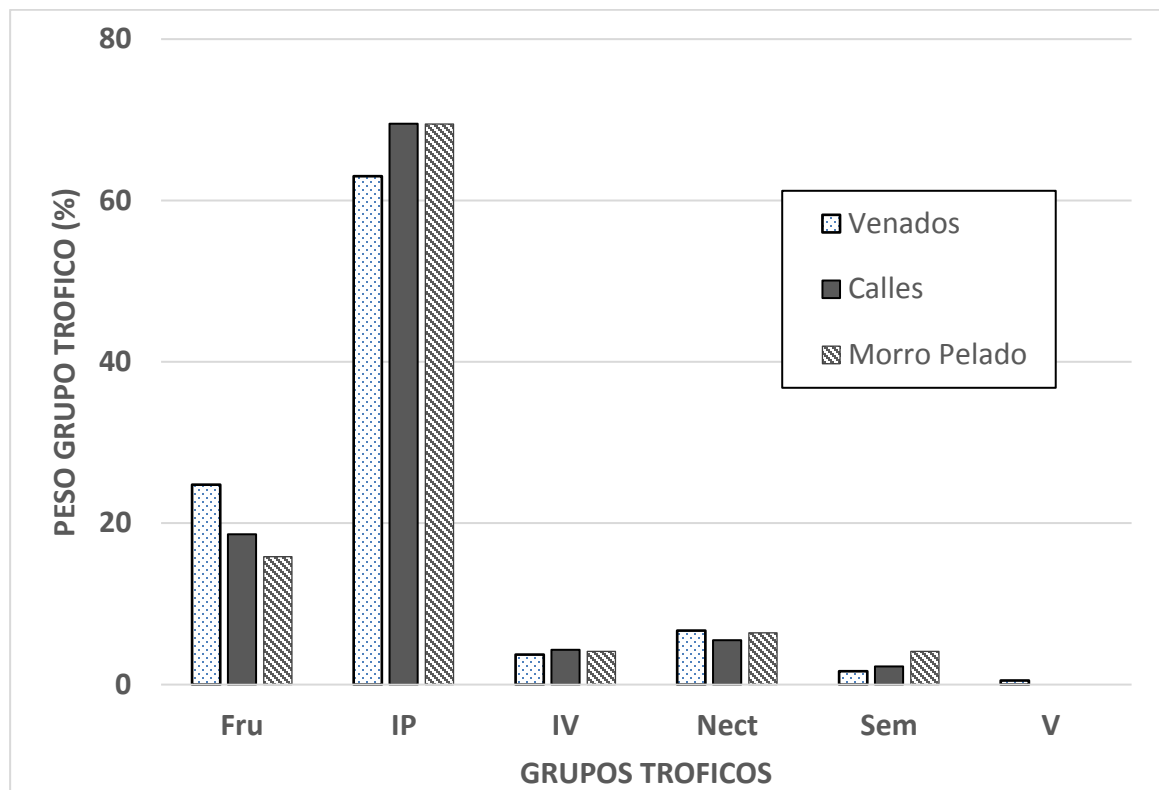


Figura 3- 1: Peso de cada Grupo trófico dentro de las Comunidades de Aves del Sotobosque. Fru: Frutos; IP: Insectos e Invertebrados pequeños; IV: Insectos, invertebrados grandes y vertebrados pequeños; Nect: Néctar; Sem: Semillas; V: Vertebrados mediano y grandes

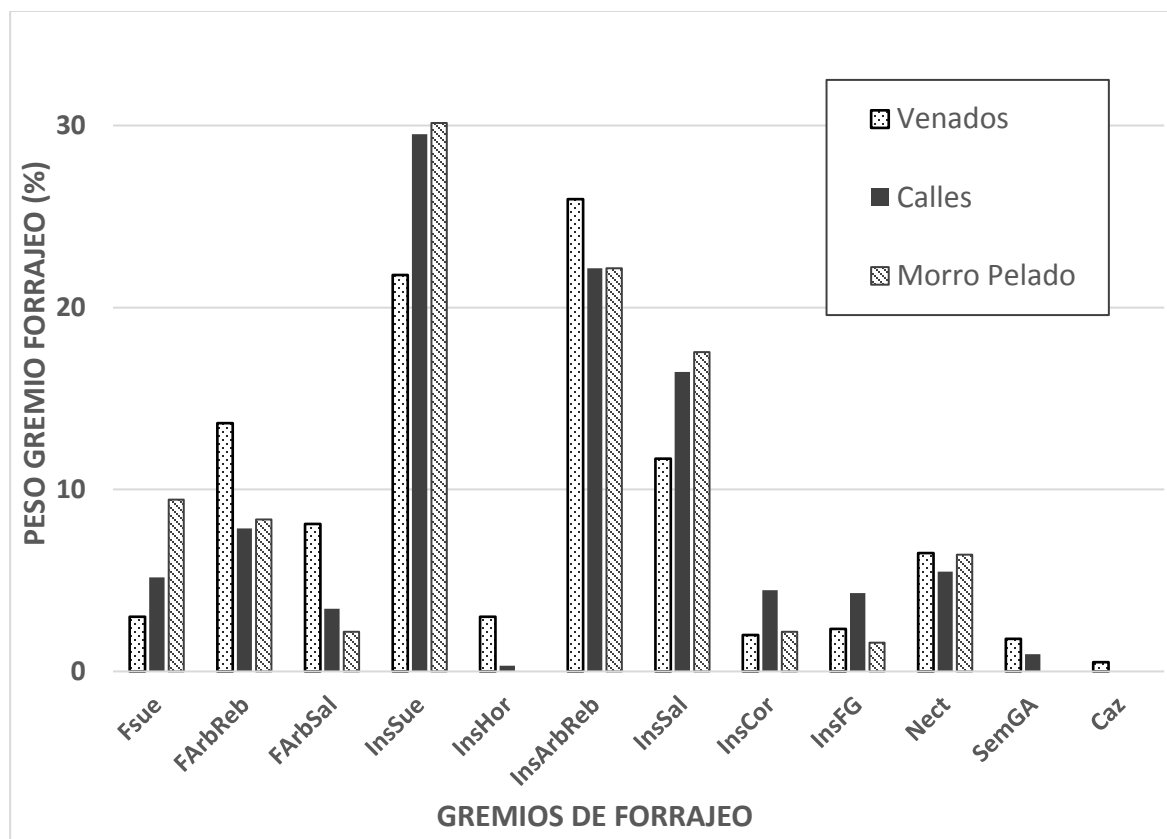


Figura 3- 2: Peso de cada Gremio de Forrajeo de las Comunidades de Aves del Sotobosque en las elevaciones evaluadas. FSue: Frutos-semillas del suelo; FArbRe: Frugívoro arbustivo rebuscador; FArbSal: Frugívoro arbustivo de vuelo; InsSue: Insectívoro de suelo; InsHor: Insectívoro seguidor de Hormigas; InsArbReb: Insectívoro follaje rebuscador; InsSal: Insectívoro de vuelo corto; InsGF: Insectívoro follaje presas grandes; Nect: Nectarívoro; SemGA: Consumidor semillas Gramíneas-Asteráceas; Cazador (Caz).

Discusión

La organización y las adaptaciones de las especies respecto al tipo de dieta son importantes en la ecología y evolución de las comunidades (Hutchinson 1959, Cody & Diamond 1975). La funcionalidad de una especie en un ecosistema depende en gran medida de su dieta, por esto funciones clave pueden ser realizadas por especies taxonómicamente no cercanas pero que desempeñan la misma función ecológica en los diferentes ecosistemas del planeta (Lein 1972, Duffy 2002, Kissling *et al.* 2011).

Los modelos de selección de hábitat por parte de especies que habitan el sotobosque son entendidos de manera parcial a través de gradientes microclimáticos (Karr & Freeman 1983), mientras que la complejidad de las relaciones entre las avifaunas y los recursos que aprovechan como alimento en los bosques tropicales crea toda una gama de enfoques para explicar los modelos ecológicos (Karr & Brawn 1990).

Kisslin *et al.* (2011), analizaron que las estrategias de dieta de las especies de aves inciden en definir el gradiente de diversidad global de la avifauna. Esta influencia sobre la amplia variación en los modelos de riqueza de especies entre regiones plantea un gran efecto de las regiones biogeográficas en la riqueza de los gremios.

Los cambios en la composición de especies de aves del sotobosque con la elevación reflejan indirectamente cambios en los tipos y abundancias de recursos presentes, así como una reorganización de los posibles competidores, a mayores elevaciones los insectos y murciélagos polinizadores son más limitados y los colibríes adquieren mayor relevancia para las especies de plantas. Por esto se espera también que la composición de los gremios de forrajeo se modifique por la limitación o desaparición de un recurso alimenticio. Los grupos tróficos se modifican en sus integrantes debido a la variación de los tipos de alimento, algunos recursos aumentan y otros disminuyen con la elevación, asociado a menores valores en la productividad de los ecosistemas. La presencia de especies de insectívoros por ejemplo disminuyen a elevaciones mayores (Terborgh 1971), pero esa disminución varía entre grupos, uno de los ejemplos que se evidencia en los resultados en un gremio especialista como el Gremio Insectívoro seguidor de hormigas (InsHor) que está presente en la localidad Venados, luego disminuye en Calles y finalmente desaparece en Morro Pelado. Este gremio es común y alcanza su pico de diversidad a bajas elevaciones, se torna menos común por encima de los 1000 m y desaparece en elevaciones superiores. Esta afectación al grupo trófico de los insectívoros se relaciona con la disminución en el tamaño de las especies de aves insectívoras a mayores elevaciones asociado con la disminución de la abundancia de insectos (Janes 1994).

Algunas familias como *Thamnophilidae*, *Formicariidae* y *Furnariidae* (*Dendrocolaptinae*) son insectívoras y la mayor diversidad dentro de cada grupo se presenta en elevaciones bajas (Parker *et al.* 1996, Renjifo *et al.* 1997). Los furnáridos, por el contrario son más diversos a elevaciones medias y mayores (Blake & Loiselle 2000). En el caso de los nectarívoros y frugívoros son componentes importantes de la mayoría de bosques tropicales y frecuentemente incrementan en importancia relativa con la elevación (Terborgh 1971, Stiles 1983), incluyendo las especies del sotobosque.

Capítulo 3

La organización gremial permitió identificar adicional a los gremios insectívoros, al gremio Frugívoro Arbustivo Rebuscadores (F**ArbReb**) como uno de los más diversos y con un peso importante en la comunidad ratificando lo evaluado por Moermond & Denslow (1985), Loiselle & Blake (1990) y su papel como dispersores de semillas de especies de arbustos del bosque. La relevancia de especies del sotobosque como dispersores de arbustos del sotobosque se ha reportado para algunos géneros también registrados acá como *Pipra*, *Chlorothraupis* y *Euphonia* (Loiselle & Blake 1999) y otros miembros de la familia Pipridae (Rosselli 1994). Se debe considerar que este gremio puede estar sujeto a fluctuaciones estacionales y anuales en la producción de flores y oferta de frutos y su aporte dentro de la comunidad puede variar en otra época. Estas variaciones fenológicas influyen de gran manera en los movimientos en la elevación de muchas especies (Stiles 1983, Loiselle & Blake 1990, Roselli 1994).

Aunque la mayoría de especies del sotobosque son bastante sensibles a las alteraciones de hábitat, algunos grupos parecen no ser tan sensibles a los cambios en la estructura del sotobosque, tal es el caso del gremio Nectarívoro (Colibríes) como lo destacan Stouffer & Bierregaard (1995). Las capacidades de desplazamiento de este gremio les permiten atravesar zonas sin cobertura en busca de alimento. Entre gremios del sotobosque se pueden encontrar diferentes formas de respuesta ante la diferencia de coberturas ocasionada por la fragmentación, es el caso de Nectarívoros e Insectívoros Terrestres. La mayoría de insectívoros del sotobosque son altamente específicos y esto se evalúa en los tipos de recursos que explotan y sus técnicas de forrajeo (Willis 1974, Willis *et al.* 1984, Stouffer & Bierregaard 1995).

Los gremios de forrajeo Insectívoro de follaje Rebuscadores (**InsArbReb**), Frugívoros Arbustivos Rebuscadores (**FArbReb**) y Frugívoros Arbustivos de vuelo “Salliers” (**FArbSal**) disminuyen a través del aumento en la elevación, quizás debido a la altura de los bosques de tierras bajas que permiten una mayor altura y cobertura del sotobosque y por tratarse de gremios relacionados y favorecidos con vegetación mas densa propia de zonas mas calidas.

Gómez Bernal (2012) también encontró diferentes reacciones ante las alteraciones de hábitat, aun dentro de especies agrupadas en el mismo grupo funcional. Estas diferencias se asocian con características de historias de vida propias de cada especie.

En el piedemonte Amazónico y lo bosques húmedos de la Amazonía se aprecian patrones diferentes en la estructura de los grupos funcionales donde predominan los frugívoros, insectívoros y carnívoros (Bierregaard Jr. & Stouffer 1997, Tschardt *et al.* 2008, Gómez Bernal 2012), aunque

no se clasifica por estratos del bosque. En este tipo de bosque los grupos tróficos presentan un mayor número de insectívoros que de frugívoros y los nectarívoros es uno de los menos diversos, un patrón general para ser analizado a ese nivel, por lo tanto los Gremios proporcionan mayor detalle al momento de discernir entre los tipos de recursos incluidos en el Grupo Trófico de Insectos e Invertebrados pequeños (IP), logrando definir especialistas y formas de obtención de los recursos. Los procesos de fragmentación y alteración del hábitat reducen de manera relevante la riqueza de especies del sotobosque afectando la composición de los grupos tróficos (Gómez Bernal 2012).

Los grupos tróficos y gremios de forrajeo son sistemas de organización de las comunidades que permiten un aprovechamiento de los recursos dentro del bosque y en el cual cada especie se encarga de una función, por lo tanto la pérdida de especies puede alterar los procesos ecológicos entre especies, causar una disminución en la eficiencia en el uso de los recursos y facilitar la entrada de especies generalistas (Renjifo 2001, dos Anjos *et al.* 2004, Şekercioğlu *et al.* 2004, Hooper *et al.* 2005).

Procesos ecológicos como la producción de frutos, la dispersión de semillas, el control de invertebrados y vertebrados y la polinización se pueden ver afectados por alteraciones en la organización de los gremios de las comunidades, alterando directamente los flujos tróficos y ciclos naturales.

La organización trófica de las comunidades permite indagar en las posibles relaciones entre especies que coinciden en gremios de forrajeo y por lo tanto reemplazos en las diferentes elevaciones. Ciertas especies presentes en las mayores elevaciones del gradiente tienen una distribución definida en su límite inferior, aunque fisiológicamente son capaces de ocupar elevaciones menores, así como especies de elevaciones bajas no ocupan todo su nicho fundamental por presiones de competencia en los límites superiores de su distribución, estas restricciones son definidas por las interacciones bióticas (Jankowski *et al.* 2012); el hecho que la proporción de los gremios de forrajeo se mantenga constante en las tres elevaciones puede indicar que la competencia es una interacción que influye en la organización de las aves del sotobosque. La densidad local de las especies también puede influir en la intensidad de las interacciones, algunas veces resultado de la competencia (Jankowski *et al.* 2012).

Los Gremios de Forrajeo establecidos como equivalentes de especies, son una categoría de clasificación de las comunidades de aves que nos permiten analizar mayor información sobre las relaciones funcionales establecidas entre la estructura de la vegetación y los flujos de energía y

Capítulo 3

nutrientes en los ecosistemas frente a los índices de diversidad u otras categorías como especies emblemáticas o endémicas (Stiles & Rosselli 1998, de Jong & van Weerd 2006).

La territorialidad interespecifica en zonas de contacto de especies parapatricas ha sido evaluado para especies de las familias Turdidae y Troglodytidae (Jankowski *et al.* 2010) y se reconoce que influye en la definición de las distribuciones de especies (Jankowski *et al.* 2012). Estas dos familias están presentes en las tres elevaciones de estudio y la mayoría de las especies se registran solo en una elevación y aquellas observadas en varias elevaciones presentan una marcada diferencia en sus abundancias, como es el caso de *Henicorhina leucophrys*.

El modelo de organización de la comunidad indica que el peso de los gremios de forrajeo se mantiene en proporciones similares en las tres elevaciones, esto permite analizar que aún cuando algunos recursos disminuyen con la elevación, al igual que la riqueza de especies de aves del sotobosque, la proporción de los individuos y su papel en las funciones de la comunidad prevalecen, dando una reorganización a través de la elevación con la inclusión de otras especies presentes por el recambio en la zona.

Aunque durante el estudio no se analizaron las especies que conforman “Bandadas mixtas”, se reconoce que varias especies del sotobosque hacen parte de estos grupos en los cuales pueden incluirse tanto especies de los estratos bajos como del dosel. Al estar conformadas por especies con diferentes roles, también es amplio el número de estrategias de forrajeo, por lo tanto las especies del sotobosque dependientes de las bandadas mixtas pueden definir sus distribuciones altitudinales en parte por los requerimientos de recursos de los otros miembros de las bandadas mixtas (Jankowski *et al.* 2012).

Aspectos fisiológicos de las especies tropicales como el hecho que los regímenes de temperatura en los cuales habitan y las tolerancias térmicas han sido evolutivamente más conservados, ha permitido experimentar mayor aislamiento y un incremento en las oportunidades de especiación alopátrica (Moritz *et al.* 2000, Cadena *et al.* 2012), esta estabilidad térmica es mas marcada en los gradientes de elevación de las montañas tropicales y por lo tanto incrementa el aislamiento y la especiación (Cadena *et al.* 2012). Las comunidades de aves del sotobosque en los gradientes de elevación son el resultado de este tipo de factores evolutivos, así como de factores históricos y junto a los procesos ecológicos (Ghalambor *et al.* 2006, Cadena *et al.* 2012), varios aquí analizados, han influido en la amplia riqueza de especies montañas y las altas tasas de endemismos.

4. Conclusiones y recomendaciones

4.1 Conclusiones

- El Parque Nacional Natural Las Orquídeas es una región con alta diversidad y presenta una comunidad rica y compleja de aves del sotobosque. Esta excepcional diversidad se manifiesta en la amplia variación altitudinal que favorece un alto recambio de especies y las interacciones con las zonas de vida en cada gradiente altitudinal.
- De las tres elevaciones evaluadas, Calles (elevación media) presentó los mayores valores de riqueza y diversidad con 94 especies, seguido de Venados (elevación baja) 80 especies y finalmente Morro Pelado (elevación superior) con 68 especies.
- Las variables de dominancia, DAP y densidad de la estructura de la vegetación permitieron establecer que en las tres elevaciones los elementos que conforman el sotobosque son similares a nivel de distribución y disposición, logrando que la configuración espacial de la vegetación del sotobosque se mantenga en el gradiente.
- El ensamble de aves del sotobosque presenta diferencias en los patrones de diversidad en cada una de las tres elevaciones y las especies tienden a mostrar diferencias en la abundancia y las especies dominantes.
- En cada elevación varían los valores de abundancia y los factores de ocurrencia de especies. La elevación media comparte especies con la elevación superior e inferior por ser una franja central y comprender el límite inferior o superior de la distribución de algunas especies y se observan muy pocas especies en común entre las elevaciones alta y baja.
- La organización gremial de las comunidades de aves del sotobosque permite la presencia de seis grupos trófico y doce gremios de forrajeo, estrategia que permite en estos ensambles la coexistencia por el aprovechamiento de varios tipos de recursos por medio de varias estrategias de consumo.

Conclusiones

- El conocimiento de las comunidades del aves del sotobosque permitirá descifrar las posibles alteraciones y efectos que se puedan presentar en estas comunidades tan diversas y como relacionarlas con el cambio climático global.

4.2 Recomendaciones

- El estudio estuvo limitado a una temporalidad de un semestre del año y tres puntos del gradiente de elevación, el lograr incluir un mayor número de puntos en la elevación y un año en temporalidad permitirá obtener mayor información de esta zona tan diversa del país.
- Se recomienda que en estudios similares se logre incluir toma de información sobre la variación en los rasgos funcionales y redes de interacción de las especies del sotobosque, incluir la medición de más aspectos abióticos como temperatura, humedad, precipitación e incluir la composición de la vegetación en la evaluación de la estructura de las elevaciones que permitan reforzar las relaciones entre los gremios de forrajeo y las especies de plantas.

Bibliografía

Álvarez, M., V. Caro, O. Laverde & A. M. Cuervo. 2007. A Guide to the Bird Sounds of the Colombian Andes. Instituto Alexander von Humboldt & Cornell Laboratory of Ornithology. 7-CD set compilation.

Ascuntar-Osnas, O., Armbrrecht, I. & Calle, Z., 2010. Butterflies and vegetation in restored Gullies of different ages at the Colombian Western Andes.—Boletín Científico del Museo de Historia Natural, 14(2): 169-186

Askins R.A, Lynch J.F, & Greenberg R. 1990. Population declines in migratory birds in eastern North America. Curr. Ornithol.7:1–57.

Avendaño, J. E., Bohorquez, C. I., Rosselli L., Arzuza-Buelvas, D., Estela, F. A., Cuervo, A. M., Stiles, F. G. & L. M. Renjifo. 2017. Lista de chequeo de las Aves de Colombia: Una síntesis del estado del conocimiento desde Hilty & Brown (1986). Ornitología Colombiana No 16. pags 1 – 83.

Barlow, J., C. A. Peres, L. M. P. Henriques, P. C. Stouffer & Wunderle, J. M. 2005. The responses of understory birds to forest fragmentation, logging and wildfires: an Amazonian synthesis. Biological Conservation 128, pp. 182-192.

Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1990. Ecology, Individuals, populations and communities. Blackwell Sc., Boston, E.E.U.U. 947 p

Berduc, A., R. E. Lorenzón & Beltzer, A. H. 2015. Patrones de diversidad de aves a lo largo de un gradiente latitudinal de bosques ribereños del río Paraná medio, Argentina. Revista Mexicana de Biodiversidad. 86 419-430.

Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A. & Mustoe, S. H. 2000. Bird Census Techniques. 2nd edition. Academic Press, London.

Bierregaard R. O. Jr. & Stouffer P. C. 1997. Understory birds and dynamic habitat mosaics in Amazonian rainforest. Capítulo 10. Pp. 138-155. In: Tropical forest remnants. Ecology, management

and conservation of fragmented communities. William F. Laurence y Richard O. Bierregaard, Jr., Editores. The University of Chicago Press. Chicago y Londres.

Bierregaard, R. O. Jr. & Lovejoy T. E. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazónica* 19: 215-241

Blake, J. G., F. G. Stiles, & Loiselle B. A. 1990. Birds of La Selva Biological Station: Habitat use, trophic composition, and migrants. Pages 161–182 in *Four Neotropical Rainforests* (A. H. Gentry, Ed.). Yale University Press, New Haven, Connecticut.

Blake, J. G. & Rouges, M. 1997. Variation in capture rates of understory birds in El Rey national Park, northwestern Argentina. *Ornitología Neotropical* 8: 185 – 193.

Blake, J.G. & Loiselle, B. A. 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk*, 117, 663–686.

Brown, J. H. 2001. Mammals on mountain sides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography* 10: 101–109

Cadena, C. D., K. H. Kozak, J. P. Gomez, J. L. Parra, C. M. McCain, R. C. K. Bowie, A. C. Carnaval, C. Moritz, C. Rahbek, T. E. Roberts, N. J. Sanders, C. J Schneider, J. VanDerWall, K. R. Zamudio & C. H. Graham. 2012. Latitude, elevational climatic zonation and speciation in New World vertebrates. *Proc. R. Soc. B.* 279, 194-201

Caley, M.J. & D. Schulter, 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78, 70-80.

Chaverri, G., Garin, I., Alberdi, A., Jimenez, L., Castillo-Salazar, C., & Aihartza, J. 2016. Unveiling the hidden bat diversity of a neotropical montane forest. *PLoS ONE* 11:0162712.

Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333, 1024–1026. doi: 10.1126/science.120643

Cody, M.L. & Diamond, J.M. 1975 *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Cogollo A, Parra L.N, Sánchez D, Tuberquia D & J. Pérez. 2000. Caracterización florística y cartográfica como elementos para una propuesta de ampliación del Parque Nacional Natural las Orquídeas, incluyendo el Páramo de Frontino y otras zonas de influencia. Convenio. Fundación Jardín Botánico Joaquín Antonio Uribe de Medellín, Universidad Nacional de Colombia sede Medellín y Unidad de Administrativa especial del Sistema Parques Nacionales Naturales del Ministerio del Medio Ambiente. Medellín

Cohn - Haft, M. 1995. Dietary specialization by lowland tropical rainforest birds: Forest interior versus canopy and edge habitats. M.S. thesis, Tulane University, New Orleans.

Connell, M. L. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science Wash.* 199:1302-1310.

Colwell, R. K. & J. A. Coddington 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. Royal Soc. London B*, 345: 101-118

Colwell, R.K. 2004. EstimateS 7.0: Statistical estimation of species richness and shared species from samples.

Colwell R. K, Mao C. X, & Chang J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves, *Ecology*, vol. 85 (pg. 2717-27)

Crick, H. Q. P. 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis* 146: 48–56.

de Iong, H. H. & M. van Weerd. 2006. The use of avian guilds for the monitoring of tropical forest disturbance by logging. *Tropenbos Documents* 17. Wageningen, the Netherlands.

Diamond, J. M. 1973. Distributional Ecology of New Guinea Birds. *Science, New Series*, vol 179, No 4075.

dos Anjos, L., L. Zannette & E.V. Lopes. 2004. Effects of fragmentation on the bird guilds of the atlantic forest in north Paraná, southern Brazil. *Ornitologia Neotropical* 15 (Suppl.): 137–144.

Duffy, J.E. 2002 Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, **99**, 201–219.

Dunning, J. B. Jr., R. Borgella Jr, K. Clements, & G. K. Meffe. 1995. Patch isolation, corridor effects, and colonization by a resident sparrow in a managed pine woodlands. *Conservation Biology* 9:542–550.

Echeverri, H. 1986. Avifauna parcial: Parque Nacional Natural “Las Orquídeas”. Instituto Nacional de los Recursos Renovables y del Ambiente, Bogotá.

Etter, A. 1994. Consideraciones generales para el análisis de la cobertura vegetal. Memorias del Primer Taller de Cobertura Vegetal. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, SIG-PAFC (Sistema de Información Geográfica-Plan de Acción Forestal para Colombia). Bogotá.

Feeley, K. J., Rehm, E. M., & Machovina, B. 2012. The responses of tropical forest species to global climate change: acclimate, adapt, migrate, or go extinct? *Front. Biogeogr.* 4, 69–84

Fodgen, M. P. L. 1972. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114: 307 – 343

Freeman B. G & Class Freeman A. M. 2014. Rapid upslope shifts in New Guinean birds illustrate strong distributional responses of tropical montane to global warming. *PNAS* vol 111, no 12.

Gasner, M. R. 2008. The local population dynamics and distributions of tropical montane birds in Monteverde, Costa Rica. MSc Thesis, Purdue University, West Lafayette, Indiana

Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J., & Wang, G. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen’s hypothesis revisited. *Integr. Comp. Biol.* 46, 5–17.

Gill, F. B. 2003. *Ornithology*, Second Edition ed. W. H. Freeman and Company, New York.

Goetz, S., Steinberg, D., Dubayah, R. & Blair, B. 2007. Laser remote sensing of canopy habitat heterogeneity as a predictor of bird species richness in an eastern temperate forest, USA. *Remote Sensing of Environment*, 108, 254–263.

Gómez Bernal, L. G. 2012. Demografía De aves de Sotobosque en un paisaje fragmentado del piedemonte amazónico colombiano. Trabajo de grado de Doctorado, departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia.

Gotelli, N. J. & Colwell R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379 – 391.

Graham, G. L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the peruvian andes. *Journal Mammalogy* 64(4):559-571

Graves, G. R. & Gotelli, N. J. 1993. Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol 90, pp 1388-1391

Grimm, N. B., Chapin, F. S. III, Bierwagen, B., Gonzalez, P., Groffman, P.M., Luo, Y., *et al.* 2013. The impacts of climate change on ecosystem structure and function. *Front. Ecol. Environ.* 11, 474–482. doi: 10.1890/120282

Haber, W. 2000. Plants and vegetation. Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest (eds N.M. Nadkarni & N.T. Wheelwright), pp. 39– 94. Oxford University Press, New York

Hall, L., Krausman, P. & Morrison, M. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25 (1): 173-182.

Hamer, K. C., J. K. Hill, S. Benedick, N. Mustaffa, T. N. Sherratt, M. Maryati and Chey V. K. 2003. Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo: the importance of habitat heterogeneity *Journal of Applied. Ecology* 40: 150–162.

Hammer, O., D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistic software package for education and data analysis. *Paleontologia Eletronica* 4 (1): 1-9. http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm [Accessed: 02/II/ 2017]

Herzog, S. K., M. Kessler, & K. Bach. 2005. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28:209-222.

Herzog, S. K. 2008. First ornithological survey of Cordillera Mosetenes, with a latitudinal comparison of lower Yungas bird communities in Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 23:59-71.

Herzog, S.K., Martínez, R., Jørgensen, P.M., & Tiessen, H., Eds., 2011. Climate change and biodiversity in the Tropical Andes. Inter-American Institute of Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), São José dos Campos and Paris, 348 pp., ISBN: 978-85-99875-05-6.

Hilty, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12: 292-306.

Hilty, S. L. & Brown, W. L. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton Univ. Press.

Hilty, S. L. 1997. Seasonal distribution of birds at a Cloud-forest locality. the Anchicayá Valley, in Western Colombia. *Ornithological Monographs* 48:321-343.

Holdridge L. 1996. *Ecología basada en Zonas de Vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José.

Hooper, D. U., F. S. Chapin III, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer y A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75 (1): 3-35

Howe, H. F., & Estabrook G. F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.* 111:817-832

Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Population studies: animal ecology and demography*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415–427

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "Jose Benito Vives de Andrés" (INVEMAR), Instituto Amazónico de investigaciones científicas (SINCHI) e Instituto DE Investigaciones Ambientales del Pacífico (IIAP). 2007. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. Bogotá, D. C, 276 p.

Janes S. W. 1994. Variation in the species composition and mean body size of an avian foliage-gleaning guild along an elevational gradient: correlation with arthropod body size. *Oecologia* 98: 369-378

Jankowski, J. E. & Rabenold, K.N. 2007. Endemism and local rarity in birds of Neotropical montane rainforest. *Biological Conservation*, 138, 453–463.

Jankowski, J. E., A. L. Ciecka, N. Y Meyer & Rabenold K. N. 2009. Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes *Journal of Animal Ecology* 78: 315-327.

Jankowski, J. E.; Robinson, S. K. and Levey, D. J. 2010. Squeezed at the top: Interspecific aggression may constrain elevational ranges in tropical birds. *Ecology* 91(7)

Jankowski, J. E., G. A. Londoño, S. K. Robinson & Mark A. Chappell. 2012. Exploring the role of physiology and biotic interactions in determining elevational ranges of tropical animals *Ecography* 36 (1). 1-12

Jankowski, J. E.; Merkord, C.; Farfan Rios, W.; García Cabrera, K.; Salinas Revilla, N. & Miles R. Silman. 2013. The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient in *Journal of Biogeography* (J. Biogeogr.) 40, 950–962

Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101, 233–249.

Janzen, D. H. 1977. Promising directions of study in tropical animal-plant interactions AM. Missouri Bot. Garden 64: 706-736.

Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. Auk 118:557-562.

Kareiva P., & Wennergren U., 1995 - Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. Nature, 373: 299-302

Karr, J. R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. Ecol. Monogr. 41: 207-233.

Karr, J. R. 1971. Ecological, behavioral, and distributional notes on some central Panama birds. Condor 73: 107-111.

Karr, J. R. 1975. Production, energy pathways, and community diversity in forest birds. Pp. 161-176 in Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research (F. B. Golley and E. Medina, Eds.). New York, Springer-Verlag.

Karr, J. R. 1976. Within and between habitat avian diversity in Africa and Neotropical lowland habitats Ecological Monograph, 46 (1976), pp. 457-481

Karr, J. R. 1980. Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. Auk 97: 283-298

Karr, J. R. 1982. Avian extinction on Barro Colorado Island, Panama: A reassessment. American Naturalist 119:220-239.

Karr, J. R. & K. E. Freemark. 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the "stable" tropics. Ecology 64: 1481-1494

Karr, J. R. & Brawn, J. D. 1990. Food resources of Understory birds in central Panama: Quantification and effects on avian populations.

Karr, J. R., S. K. Robinson, J. G. Blake, and R. O. Bierregaard, Jr. 1990. Birds of four neotropical forests. Pages 237-251 in A. H. Gentry, editor. Four neotropical rainforests. Yale University Press, New Haven, Connecticut.

Kattan, G. H., H. Alvarez-López, & M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8:138-146.

Kattan, G. H. & Franco P. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography* 13. 451-458.

Kissling, W. D., C. H. Sekercioglu & W. Jetz. 2011. Bird dietary guild richness across latitudes, environments and biogeographic regions. *Global Ecology and Biogeography*. Blackwell Publishing LTD.

Koleff, P., K. J. Gaston, & Lennon J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367–382

Korfanta, N. M., W. D. Newmark, & Kauffman M. J. 2012. “Longterm demographic consequences of habitat fragmentation to a tropical understory bird community,” *Ecology*, vol. 93, no. 12, pp. 2548–2559.

Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Menlo Park, Addison Wesley Educational Publishers, 620p

Krebs, C. J. 2001. *Ecología: Estudio de la Distribución y la Abundancia*. Segunda Edición Oxford University Press. Mexico D.F.

Laurance S. G. W. 2004. “Responses of understory rain forest birds to road edges in central Amazonia,” *Ecological Applications*, vol. 14, no. 5, pp. 1344–1357.

Leck, C. F. 1979. Avian extinction in an isolated tropical west-forest Reserve Ecuador. *Auk* 96:343-352.

Lee, P-Y. & Rotenberry, J. T. 2005. Relationships between bird species and tree species assemblages in forested habitats of eastern North America. - *Journal of Biogeography* 32: 1139-1150

Lees, C. A. & Peres C. A. 2010. Habitat and life determinants of antbirds occurrence in variable-sized amazonian forest fragments. *Biotropica* 42(5): 614-621

Lein, M.R. 1972 A trophic comparison of avifaunas. *Systematic Zoology*, **21**, 135–150

Loiselle, B. A. & Blake, J. G. 1990. Diets of understory fruit eating birds in Costa Rica: Seasonality and resource abundance. *Studies in Avian Biology* No 13: 91-103.

Loiselle, B. A. & Blake J. G. 1999. Dispersal of Melastome seeds by fruit-eating Birds of Tropical Forest Understory. *Ecology*, Vol 80, No 1 pp. 330-336.

Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Ecology & Biogeography* 10 3-13

López-Ordóñez, J.P., F.G. Stiles & J.L. Parra Vergara. 2015. Protocolo para la medición de rasgos funcionales en aves Págs.80–125. In: B. Salgado Negret (ed.). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá D.C., Colombia

Lovejoy, T. E. 1975. Bird diversity and abundance in Amazon forest communities. *Living Bird* 13, 127–191.

Lovejoy, T.E., Bierregaard Jr., R.O., Rylands, A.B., Malcolm, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown Jr., K.S., Powell, A.H., Powell, G.V.N., Schubart, H.O.R., & Hays, M.B., 1986. Edge effects and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soulé, M.E. (Ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 257-285.

MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594–598

MacArthur R. H., Recher H., Cody M. L. 1966. On the relation between habitat selection and bird species diversity. *Am. Nat.* 100: 319–332.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, New Jersey

Magurran, A. E. 1988. Diversidad ecológica y su medición. Princeton, NJ: Princeton University Press. 200.

Magurran, A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing, 256.

Manhaes, M. A., Dias M .M. & Lima A. L. C. 2015. Feeding resource partiioning between two understorey insectivorous birds in a fragment of Neotropical clod forest. Braz. J. Biol, vol 75, no 4, suppl 1. 176-183

Martens, S. N., Breshears, D. D. & Meyer, C. W. 2000. Spatial Distributions of Understory Light Along the Grassland: Forest Continuum: Effects of Cover, Height, and Spatial Pattern of Tree Canopies. Ecological Modelling 126: 79–93.

Martin T. E. 2007. Climate correlates of 20 years of throphic changes in a High elevation riparian system. Ecology, 88 (2), pp. 367-380

McCain, C. M. & Grytnes J. A. 2010. Elevational gradients in species richness. In: Wiley J. & sons Ltd: Chichestrer Encyclopedia of life Sciences (ELS)

McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems, p. 159-191. In L. E. Gilbert and P. H. Raven [eds.], Coevolution of animals and plants. Univ. of Texas Press, Austin.

McMullan M. & Donegan, T. 2014. Field guide to the birds of Colombia. Second edn. Fundación Proaves de Colombia, Bogotá.

Mitchell, K. 2007. Quantitative Analysis by the Point-Centered Quarter Method. <http://people.hws.edu/mitchell/PCQM.pdf> (22 Sep 2016)

Modest, R. B. & Hassan, S. N. 2016. Species Composition of Tropical Understory birds in Threatened East African coastal forest based on capture data. *International Journal of Zoology*. Vol 2016.

Moermond, T. C., & J. S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection, p. 865-897. In: P. A Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R S. Ridgely, and N. G. Smith [eds.], *Neotropical ornithology*. Ornithol. Monogr. No. 36.

Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J. & Smith, T. B. 2000 Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31, 533–563.

Moritz, C., Patton JL., Conroy CJ., Parra JL., White GC. & Beissinger SR. 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. - *Science* 322: 261-264

Morrison, M., Marcot, B. y Mannan R. W. 2006. *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*. 3rd ed. Island Press, Washington, 521 pag.

Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley and Sons, New York, 547 p

Naka, L. N. 2004. Structure and organization of canopy bird assemblages in central Amazonia. *The Auk* 121 (1): 88-102.

Naranjo, L. G. 1994. Composición y estructura de la avifauna del Parque Regional Natural Ucumarí. Pp. 305-325 in *Ucumarí: un caso típico de la diversidad biótica andina*, edited by J. O. Rangel. Pereira, Colombia: Corporación Autónoma Regional de Risaralda.

Naranjo, L. G. & Chacón de Ulloa, P. 1997. Diversidad de insectos y aves insectívoras de sotobosque en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical. *Caldasia* 19(3): 507-520.

Naranjo, L. G., Amaya, J. D., Eusse-González, D. & Cifuentes-Sarmiento, Y., 2012. Guía de las Especies Migratorias de la Biodiversidad en Colombia. Aves. Vol. 1. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible/WWF Colombia. Bogotá, Colombia

Navarro, A. G. 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor*, 94: 29–39.

Navarro, D. & León-Paniagua, L. 1995. Community Structure of Bats along an altitudinal gradient in tropical Eastern Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología* 1: 9-21.

Opdam, P., G. Rijdsdijk, & F. Hustings. 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: Effects of area and isolation. *Biological Conservation* 34:333-352.

Orians 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.* 103: 589-603

Orians, G. & Wittenberger, J. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* (Supplement) 137, S29-S49.

Parker, T.A.; Stotz, D. & Fitzpatrick, J.W. 1996. Ecological and distributional databases. In: Stotz, D.; Fitzpatrick, J.W.; Parker, T.A. & Moskovits, D.K. (Eds.). *Neotropical birds: ecology and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago. p. 118-436

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37:637-669.

Parque Nacional Natural Las Orquídeas. 2004. Plan de manejo del Parque Nacional Natural Las Orquídeas. Medellín.

Parque Nacional Natural Las Orquídeas. 2013. Plan de manejo del Parque Nacional Natural Las Orquídeas (Componente Diagnostico y Ordenamiento). Medellín.

Patterson, B. D., D. F. Stotz, S. Solari, J. W. Fitzpatrick & V. Pacheco. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and 770 mammals in the Andes of southeastern Peru. - *Journal of Biogeography* 25: 593-771 607

Pearson, D. L. 1971. Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. *Condor* 73:46–55.

Rache Rodríguez L. 2015. Caracterización de hábitat y morfología de algunas especies del género *Perithemis* (Odonata: Anisoptera) presentes en la Cordillera Oriental. Trabajo de grado de Maestría. Departamento de Biología, Universidad Nacional.

Rahbek, C. 1995. The relationship among area, elevation and regional species Richness in Neotropical birds. *The American Naturalist* Vol 149, no 5, pp. 875-902.

Ralph, C. J.; Geupel, G. R.; Pyle, P.; Martin, T. E.; DeSante, D. F; & Milá, B. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. (Rep. PSW-GTR-159). California, USA. Department of Agriculture & Pacific Southwest Research Station, Forest Service

Rangel-Ch, J.O. & Velázquez, A. 1997. Métodos de estudio de la vegetación. 59-87 pp. En: Rangel-Ch, J.O., Lowy-C, P. y Aguilar-P, M (eds). *Diversidad Biótica II. Tipos de vegetación en Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, IDEAM. Bogotá, D.C. 436 pp.

Recher, H. F., & I. A. Recher. 1969. Comparative foraging efficiency of adult and immature Little Blue Herons (*Florida caerulea*). *Anim. Behav.* 17:320-322.

Remsen, J. V., & Parker, III. T. A. 1984. Arboreal dead-leaf searching birds of the neotropics. *Condor* 86:36-41

Remsen, J. V. Jr., 1985. Community organization and ecology of birds of high elevation humid forest of the Bolivian Andes, p. 733-756. In: P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, and F. G. Buckley [eds.], *Neotropical ornithology*. Ornithol. Monogr. No. 36.

Remsen, J. V. Jr & Robinson S. K. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* No 13: 144-160.

Remsen, J. V., Jr., J. I. Areta, C. D. Cadena, S. Claramunt, A. Jaramillo, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz, and K. J. Zimmer. Version [02/IV/2017]. A

classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union.
<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>

Renjifo, L. M., G. P. Servat, J. M. Goerck, B. A. Loiselle, & Blake, J. G. 1997. Patterns of species composition and endemism in the northern Neotropics: a case for conservation of montane avifaunas. *Ornithological Monographs* 48:577-594.

Renjifo, L. M. 2001. Effect of Natural and Anthropogenic Landscape Matrices on the Abundance of Subandean. *Ecological Applications*. 11(1): 14-31.

Restall, R., C. Rodner & Lentino, M. 2006. Birds of northern South America: an identification guide. Volumes I & II. Christopher Helm, London.

Restrepo, C. & Gomez, N. 1998. Responses of Understory Birds to anthropogenic edges in a neotropical montane forest. *Ecological applications*, vol. 8, no 1, pp. 170-183.

Ribon, R., J. E. Simon & De Mattos G. T. G. 2003. Bird extinctions in Atlantic forest fragments of the Vicosa region, southeastern Brazil. *Conservation Biology*. 17(6):1827-1839.

Robinson, S. K., & Terborgh J. 1990. Bird communities of Cocha Cashu Biological Station in Amazonian Peru. Pages 199–216 in *Four Neotropical Rainforests* (A. H. Gentry, Ed.). Yale University Press, New Haven, Connecticut.

Robinson, S. K. & Terborgh, J. 1997. Bird community dynamics along primary successional gradients of an amazonian Whitewater river. *Ornithological Monographs*, No 48, Studies in Neotropical Ornithology honoring Ted Parker pp. 641-672.

Rodrigues, L. C. & Araujo, A. C. 2011. The hummingbird community and their floral resources in a urban forest remnant in Brazil. *Braz. J. Biol.*, Vol 71, no 3, pp. 611-622.

Rodríguez M. & de Paula Faria, L. 2007. Species richness of Understory Birds in different habitats of the Cerrado Region of southeastern Brazil. *Ecotropica* 13: 101-110

Root, R B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.

Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge Univ. Press

Rosselli, L. 1994. The annual cycle of the white-ruffed manakin, *Corapipo leucorrhoa*, tropical frugivorous altitudinal migrant, and its food plants. *Bird Conservation International*, 4, 143–160.

Rosselli, L., F. G. Stiles & P. A. Camargo. 2017. Changes in the avifauna in a high Andean cloud forest in Colombia over a 24-year period. *Journal Field Ornithology* 1 – 18. 2017.

Rotenberry, J. T. 1985. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? - *Oecologia* 67: 213-217

Rudas, A. 2006. *Análisis de los Datos de la vegetación, Profundización II (Florística I)*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales.

Rudas, A. 2009. *El muestreo de la vegetación forestal: Método de los Cuadrantes Centrados en un Punto. Práctica de Campo*, Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Ruiz Gutierrez, V., E. F. Zipkin & Dhondt A. A. 2010. Occupancy dynamics in a tropical bird community: unexpectedly high forest use by birds classified as non-forest species. *Journal of applied Ecology*. 47, 621 – 630

Salaman, P. 2001. *The study of an understory avifauna community in an Andean Premontane Pluvial Forest*. D. Phil thesis. University of Oxford, U.K.

Salaman, P., Donegan, T, & Caro, D. 2008. *Listado de Avifauna Colombiana 2008*. Conservación Colombiana 5. Fundación ProAves, Bogotá, Colombia. Disponible en: http://www.proaves.org/IMG/pdf/Listado_de_Aves_de_Colombia_2008.pdf

Schulz, K. E. & Adams, M. C. 1995. Effect of Canopy Light Environment on Evaporate Load and Stomatal Conductance in the Temperate Forest Understory Herb *Aster Macrophyllus* (ASTERACEAE). *American Journal of Botany*, 82(5): 630-637.

Seamans, M. & Gutiérrez R. 2007. Habitat selection in a changing environment: The relationship between Habitat alteration and Spotted Owl territory occupancy and breeding dispersal. *The Condor* 109:566–576.

Sekercioglu, Ç. H., G. C. Daily y P. R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 101 (52): 18042-18047.

Sekercioglu, C. H., Schneider, S. H., Fay, J. P., and Loarie, S. R. 2008. Climate change, elevational range shifts, and bird extinctions. *Conserv. Biol.* 22, 140–150. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00852.x

Serrada, R. 2008. *Apuntes de Selvicultura*. Servicio de Publicaciones. EUIT Forestal. Madrid.

Sheldon, K.S., Yang S. & Tewksbury J.J. 2011. Climate change and community disassembly: impacts of warming on tropical and temperate montane community structure. – *Ecology Letters* 14: 1191-1200.

Sherry, T. W. 1984. Comparative dietary ecology of sympatric, insectivorous neotropical flycatchers (Tyrannidae). *Ecological Monographs* 54: 313–338.

Sieving, K. E., M. F. Willson & De Santo, T. L. 1996. Habitat barriers to movement of Understory Birds in fragmented South-Temperate Rainforest. *The Auk* 113 (4): 944-949.

Sieving, K. E., & Karr, J. R. 1997. Avian extinction and persistence mechanisms in central Panama. In press in *Tropical forest remnants: Ecology, genetics and management of fragmented communities* (W. F. Laurance, R. O. Bierregaard, and C. Moritz, Eds.). University of Chicago Press, Chicago.

Stattersfield, A., Crosby, M. J., Long, A. J. & Wege, D. C. 1998. *Endemic Bird Areas of the world: priorities for biodiversity conservation*. Cambridge, UK: BirdLife International.

Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in biogeographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133:240–256.

Stiles, F. G. 1983. Cambios altitudinales y estacionales en la avifauna de la vertiente atlántica de Costa Rica. I Simposio de Ornitología Neotropical (CLAZ, Perú 1983)

Stiles, F. G. 1983 b. Birds: introduction. In: *Costa Rican natural history* (D. H. Janzen, ed.), pp. 502-530. University of Chicago Press, Chicago, IL.

Stiles, F. G. 1988. Altitudinal movements of birds on the Caribbean slope of Costa Rica: Implications for conservation. In *Tropical Rainforests: Diversity and Conservation* (F. Alameda and C. M. Pringle, Editors). California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA, pp. 243–258

Stiles, F. G. & D. A. Clark. 1989. Conservation of tropical rain forest birds: a case study from Costa Rica. in *American birds*. Vol. 43. No. 3. UK.: International Council for Bird Preservation.

Stiles, F. G & A. F. Skutch. 1995. *Guia de Aves de Costa Rica*. Ithaca, NY, Cornell University Press

Stiles, F. G. & Rosselli, L. 1998. Inventario de las aves de un bosque altoandino: comparación de dos métodos. *Caldasia* 20, 29–43.

Stiles, F. G., Rosselli L. & De La Zerda S. 2017. Changes over 26 Years in the Avifauna of the Bogotá Region, Colombia: Has Climate Change Become Important? *Front. Ecol. Evol.* 5:58.

Stotz, D., J. Fitzpatrick, T. Parker III & D. Moskobits. 1996. *Neotropical birds ecology and conservation*. The University of Chicago Press, London. 291 p

Stotz D.F. 1998. Endemism and species turnover with elevation in montane avifauna in the Neotropics: implications for conservation. *Conservation Biology Series*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 161–180.

Stouffer, P. C. & Bierregaard, R. O. Jr. 1995 a. Effects of forest fragmentation on Understory Hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, Vol 9, No 5 pp.1085-1094

Stouffer, P. C. & Bierregaard, R. O. Jr. 1995 b. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology*, vol 76, No 8. 2429-2445.

Stralberg D, Jongsomjit D, Howell CA, Snyder MA, Alexander JD, Wiens JA, & Root TL. 2009. Re-shuffling of species with climate disruption: a no-analog future for California birds? *PLoS One* 4(9):e6825

Suarez Sanabria, N. L. 2014. Diferencias entre la estructura de la comunidad de aves de alta montaña y comportamiento de los grupos tróficos en las vertientes oriental y occidental de la Sierra Nevada del Cocuy, Colombia. Trabajo de Grado de Maestría, Departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia.

Terborgh, J. 1971. Distributions on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. - *Ecology* 52: 23-40.

Terborgh, J. & Weske. J. S. 1975. Role of competition in distribution of Andean birds. *Ecology* 56:562–576.

Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, vol 58, no 5, pp. 1007-1019.

Terborgh, J. 1985. Habitat selection in Amazonian birds. – In: Cody, M. L. (ed), *Habitat selection in birds*. Academic Press, pp 311-338.

Terborgh, J. & Robinson, S. 1986. Guilds and their utility in ecology. Pp. 65-90 en: *Community ecology: pattern and process*. Kikkawa J y Anderson DJ (eds). Blackwell Scientific Publications, Melbourne

Terborgh, J., S. K. Robinson, T. A. Parker III, C. A. Munn & Pierpont N. 1990. *Ecological Monographs*, vol 60, no 2, pp. 213-238.

Tewksbury, J. J., Huey, R. B. and Deutsch, C. A. 2008. Ecology. Putting the heat on tropical animals. *Science* 320, 1296-1297

Tingley, M. W., Koo, M., Moritz, Craig, M., Rush, A. C. & Beissinger S. R. 2012. The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges. *Global Change Biology*

Tscharntke, T., C.H. Şekercioğlu, T.V. Dietsch, N.S. Sodhi, P. Hoehn & J.M. Tylianakis. 2008. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology* 89(4):944-951.

Vazquez G., J. A. & Givnish, T. J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*. 86, 999-1020

Velásquez-Tibatá, J., Salaman, P., & Graham, C. H. 2013. Effects of climate change on species distribution, community structure, and conservation of birds in protected areas in Colombia. *Region. Environ. Change* 13, 235–248. doi: 10.1007/s10113-012-0329-y

Villarreal H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina & A.M. Umaña. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Segunda edición. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Visco, D. M., N. L. Michel, W. A. Boyle, B. J. Sigel, S. Woltmann, & T. W. Sherry. 2015. “Patterns and causes of understory bird declines in human-disturbed tropical forest landscapes: a case study from Central America,” *Biological Conservation*, vol. 191, pp. 117–129.

Weinstein, B. G., B. Tinoco, J. L. Parra, L. M. Brown, J. A. McGuire, F. G. Stiles, y C. H. Graham. 2014. Taxonomic, phylogenetic, and trait beta diversity in South American hummingbirds. *The American Naturalist* 184:211-224.

Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York

Willis, E. O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 44:153-169.

- Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papeis Avulsos de Zoologia* (Sao Paulo) 33:1-25
- Willis, E. O. 1984. *Phlegopsis erythroptera* (Gould 1855) and relatives (Aves, Formicariidae) as army Ant followers. *Revta Bras. Zool*, 2 (3): 165-170
- Willis, E. O., Oniki, Y. & Silva, W.R., 1983. On the behavior of Rufous Gnateaters (*Conopophaga lineata*, Formicariidae). *Naturalia*, vol. 8, pp. 67-93
- Willson, M. F. & Moriarty D. J. 1976. Bird Species Diversity in Forest Understory; Analysis of mist-net samples. *Oecologia* (Berl) 25, 371-379.
- Wong, M. 1986. Trophic organization of understory birds in a Malaysian dipterocarp forest. *The Auk* 103, pp. 100-116.
- Young, B. E., D. DeRosier & Powell, G. V. N. 1998. Diversity and Conservation of Understory Birds in the Tilarán Mountains, Costa Rica. *The Auk* 115 (4): 998-1016
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey, Prentice Hall, 929p.

Anexos

Anexo 1. Especies de aves del sotobosque registradas en el estudio con la relación de abundancia por localidad y transecto.

Familia	Especie	Venados (750 - 950 m)			Calles (1500 - 1800 m)			Morro Pelado (2500 - 2700 m)		
		Ven 1	Ven 2	Ven 3	Calles 1	Calles 2	Calles 3	Mor 1	Mor 2	Mor 3
Tinamidae	<i>Nothocercus julius</i>							5	4	1
	<i>Nothocercus bonapartei</i>				2					
	<i>Tinamus major</i>		2	1						
	<i>Crypturellus soui</i>	2	2							
Cracidae	<i>Chamaepetes goudotii</i>	2			1	2	2	5	4	1
	<i>Penelope purpurascens</i>	1	2	1						
Odontophoridae	<i>Odontophorus hyperythrus</i>				11	3	3	9	4	
Columbidae	<i>Zentrygon frenata</i>							1		
Trochilidae	<i>Eutoxeres aquila</i>	2	1	2	2	1	4			
	<i>Glaucis hirsuta</i>				1					
	<i>Threnetes ruckeri</i>	3	4	3						
	<i>Phaethornis striigularis</i>	2	3		1	1	3			
	<i>Phaethornis yaruqui</i>	8	5	3						
	<i>Phaethornis syrmatophorus</i>				13	2	1	3	2	
	<i>Phaethornis longirostris</i>				1					
	<i>Doryfera ludoviciae</i>					3	1	2		
	<i>Androdon aequatorialis</i>	3	1							
	<i>Heliangelus exortis</i>							2	3	
	<i>Adelomyias melanogenys</i>							8	3	2
	<i>Metallura williami</i>							4		1
	<i>Haplophaedia aureliae</i>							3	1	
	<i>Coeligena coeligena</i>							2	1	
	<i>Coeligena wilsoni</i>				5	4	3			
	<i>Coeligena torquata</i>							4	2	1
	<i>Ocreatus underwoodii</i>				1	2		2		
	<i>Urochroa bougueri</i>						3			
	<i>Urosticte benjamini</i>	3	1	1						
	<i>Heliodoxa rubinoides</i>							3		
	<i>Heliodoxa jacula</i>	1	1	1	1	2	1			
	<i>Heliodoxa imperatrix</i>				4	1	1			

Anexos

	<i>Chlorostilbon melanorhyncus</i>		1			1	1			
	<i>Thalurania colombica</i>	8	7	3		2	2			
	<i>Amazilia franciae</i>	3				1	1			
	<i>Amazilia rosenbergi</i>	1		1						
Accipitridae	<i>Harpagus bidentatus</i>		1	1						
Momotidae	<i>Electron platyrhynchum</i>		3	2	1					
	<i>Momotus aequatorialis</i>				2	3	1			
Bucconidae	<i>Nystalus radiatus</i>		1	1						
	<i>Malacoptila panamensis</i>	2		1						
	<i>Malacoptila mystacalis</i>				2		1			
Picidae	<i>Campephilus pollens</i>							4		
Thamnophiidae	<i>Taraba major</i>	1	4							
	<i>Thamnophilus atrinucha</i>	3	2	2						
	<i>Thamnophilus unicolor</i>				6	5	2			
	<i>Dysithamnus mentalis</i>	1			3	2	2			
	<i>Dysithamnus puncticeps</i>	2	2	1						
	<i>Epinecrophylla fulviventris</i>	1		1						
	<i>Myrmotherula pacifica</i>		4	2	1	1				
	<i>Myrmotherula schisticolor</i>				4	2	2			
	<i>Microrhopias quixensis</i>	3	3	2						
	<i>Drymophila striaticeps</i>				6	1		3	1	
	<i>Cercomacroides parkeri</i>	3	3		5	2	5			
	<i>Poliocrania exsul</i>	3	9	5	1					
	<i>Sipia nigricauda</i>	2		1						
	<i>Hafferia zeledoni</i>	3	2	1		2				
	<i>Gymnopathys bicolor</i>			2						
	<i>Phaenostictus mcleannani</i>			1						
Conopophagidae	<i>Conopophaga castaneiceps</i>				2	3				
Grallaridae	<i>Grallaria squamigera</i>									1
	<i>Grallaria haplonota</i>				2					
	<i>Grallaria ruficapilla</i>							6	2	
	<i>Grallaria nuchalis</i>							1	1	2
	<i>Grallaria flavotincta</i>				17	6	10			
	<i>Grallaria rufula</i>								1	1
	<i>Hylopezus dives</i>	1	3	1						
	<i>Grallaricula flavirostris</i>				3	3	3			
	<i>Grallaricula nana</i>								3	3
Rhynocriptidae	<i>Acropternis orthonyx</i>							4	2	2
	<i>Myornis senilis</i>							1		
	<i>Scytalopus latrans</i>							2		
	<i>Scytalopus chocoensis</i>	6	3	3			2			

	<i>Scytalopus vicinior</i>				14	1				
	<i>Scytalopus alvarezlopezi</i>				6		8			
	<i>Scytalopus spillmanni</i>							11	3	
	<i>Scytalopus canus</i>								2	2
Formicariidae	<i>Formicarius rufipectus</i>				2	1	3	3	1	
	<i>Chamaeza mollissima</i>							1		1
Furnariidae	<i>Dendrocincla tyrannina</i>				2	1	1	3		
	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	3	3	4		1	1			
	<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	1	4	1	7	1	2			
	<i>Dendrocolaptes picumnus</i>				2					
	<i>Campyloramphus pusillus</i>	1			2	1	2			
	<i>Premnornis guttulifera</i>							1		
	<i>Syndactyla subalaris</i>				3		1			
	<i>Clibanornis rubiginosus</i>	2	2							
	<i>Thripadectes ignobilis</i>				4	2	1			
	<i>Thripadectes flammulatus</i>							1	3	
	<i>Thripadectes holostictus</i>				4		3			
	<i>Premnoplex brunnescens</i>				2		1	1	4	
	<i>Helmayrea gularis</i>								3	
	<i>Synallaxis brachyura</i>		2	1			4			
	<i>Synallaxis azarae</i>							2	2	
Tyrannidae	<i>Pseudotriccus pelzeni</i>				7	3	2			
	<i>Pseudotriccus ruficeps</i>							2	3	2
	<i>Mionectes striaticollis</i>							2	1	
	<i>Mionectes olivaceus</i>	2	4	1	3	2	2			
	<i>Leptopogon superciljaris</i>	1	3		3	1	3	2		
	<i>Leptopogon rufipectus</i>				3	1		1	1	
	<i>Myiobius ornatus</i>	2			9	3	5			
	<i>Myiornis atricapillus</i>		2							
	<i>Lophotriccus pileatus</i>	2	1		1	1	3			
	<i>Hemitriccus granandensis</i>							1		
	<i>Poecilatriccus ruficeps</i>							4	2	
	<i>Todirostrum cinereum</i>		3	1	2		2			
	<i>Todirostrum nigriceps</i>	2								
	<i>Rhynchocynclus fulvipectus</i>				2	1				
	<i>Platyrinchus mystaceus</i>					2				
	<i>Myiophobus flavicans</i>							1	1	
	<i>Myiophobus fasciatus</i>				1		1			
	<i>Myiobius villosus</i>		4		2	1	1			
	<i>Myiobius barbatus</i>	2	4							
	<i>Myiobius atricaudus</i>		1							

Anexos

	<i>Nephelomyias pulcher</i>				3		1			
	<i>Ochthoeca frontalis</i>								1	
	<i>Ochthoeca diadema</i>				3			2		
	<i>Ochthoeca cinnamomeiventris</i>							4	10	2
Cotingidae	<i>Pipreola arcuata</i>								2	2
	<i>Rupicola peruviana</i>						2			
Pipridae	<i>Masius chrysopterus</i>				2	2	3			
	<i>Cryptopipo holochlora</i>		1							
	<i>Lepidothrix coronata</i>		2	1						
	<i>Manacus vitellinus</i>	1	5							
	<i>Machaeropterus deliciosus</i>						2			
	<i>Machaeropterus regulus</i>	3	2	3			2			
	<i>Dixiphia pipra</i>		2	1						
	<i>Ceratopipra erythrocephala</i>		1	2						
Tityridae	<i>Schiffornis veraepacis</i>			2						
	<i>Pachyrampus versicolor</i>				3		2	3		
Corvidae	<i>Cyanolyca pulchra</i>				11	2				
Troglodytidae	<i>Microcerculus marginatus</i>	2	11	2						
	<i>Troglodytes solstitialis</i>							2		1
	<i>Pheugopedius spadix</i>	2				1	9			
	<i>Pheugopedius mystacallis</i>							1		
	<i>Canthorchilus leucopogon</i>		3	1						
	<i>Canthorchilus nigiricapillus</i>	21	5	8			2			
	<i>Cinnycerthia unirufa</i>								4	2
	<i>Cinnycerthia olivascens</i>				5	5	3	4	13	
	<i>Henicorhina leucosticta</i>	6		1						
	<i>Henicorhina leucophrys</i>	3			17	4	12	18	18	
	<i>Henicorhina negreti</i>				10	1	2			
	<i>Cyphorhinus thoracicus</i>				2	5	2	1	2	
Poliopitilidae	<i>Microbates cinereiventris</i>	2	4	2						
Turdidae	<i>Myiadestes ralloides</i>				2	1	5	9	2	
	<i>Catharus aurantiirostris</i>							1		
	<i>Catharus fuscater</i>							1	2	
	<i>Catharus ustulatus</i>	1	1		1	1	1			
	<i>Turdus leucops</i>							2	1	
	<i>Turdus obsoletus</i>	2	2	3						
	<i>Turdus ignobilis</i>	2					3			
Thraupidae	<i>Catamblyrhynchus diadema</i>								3	3
	<i>Bangsia aureocincta</i>				25					
	<i>Bangsia melanochlamys</i>	2				2	4			
	<i>Iridosornis porphyrocephalus</i>				5		1			

	<i>Iridosornis rufivertex</i>						2		5
	<i>Haplospiza rustica</i>			2		1			
	<i>Tachyohonus delatrii</i>	3	44	3					
	<i>Sporophila schistacea</i>		1	2					
	<i>Diglossa indigotica</i>			1	2				
	<i>Hemispingus atropileus</i>						2	6	
	<i>Hemispingus frontalis</i>						3	4	
	<i>Mitrospingus cassini</i>	9	7	6					
Emberizidae	<i>Chlorospingus flavigularis</i>	3			4	1			
	<i>Chlorospingus flavopectus</i>				5				
	<i>Arremon atricapillus</i>	4		1		4	2		
	<i>Arremon assimilis</i>						2	3	1
	<i>Arremon aurantiostris</i>		6	2					
	<i>Arremon brunneinucha</i>				2		5	3	
	<i>Arremon castaneiceps</i>				4	4	3		
	<i>Atlapetes albinucha</i>						5		
	<i>Atlapetes tricolor</i>					1	5		
	<i>Atlapetes schistaceus</i>						2	1	2
Cardinalidae	<i>Habia cristata</i>					11	2		
	<i>Chlorothraupis stolzmanni</i>		2			9			
	<i>Cyanoloxia cyanooides</i>	1							
Parulidae	<i>Parkesia noveboracensis</i>						1		
	<i>Geothlypis philadelphia</i>	1		1			3		
	<i>Myiothlypis luteoviridis</i>							4	5
	<i>Myiothlypis nigrocristata</i>						2		2
	<i>Myiothlypis fulvicauda</i>	2	2	1	2	2			
	<i>Myiothlypis chrysogaster</i>	8	4	3		1	2		
	<i>Myiothlypis coronatus</i>						12	8	
	<i>Basileuterus tristriatus</i>				19		9	7	2
	<i>Cardellina canadensis</i>	1	2				3		
Icteridae	<i>Amblycercus holosericeus</i>				1				
Fringillidae	<i>Euphonia xanthogaster</i>	15	9	5		4	5		

Anexo 2. Especies de aves del sotobosque clasificadas por Grupo Trófico y Gremio de Forrajeo.

Familia	Especie	Grupo Trófico	Gremio Forrajeo
Tinamidae	<i>Nothocercus julius</i>	F - S	FSue
	<i>Nothocercus bonapartei</i>	F - S	FSue
	<i>Tinamus major</i>	F - S	FSue
	<i>Crypturellus soui</i>	F - S	FSue
Cracidae	<i>Chamaepetes goudotii</i>	F - S	FSue, FArbReb
	<i>Penelope purpurascens</i>	F - S	FSue, FArbReb
Odontophoridae	<i>Odontophorus hyperythrus</i>	F - S	FSue
Columbidae	<i>Zentrygon frenata</i>	F - S	FSue
Trochilidae	<i>Eutoxeres aquila</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Glaucis hirsuta</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Threnetes ruckeri</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Phaethornis striigularis</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Phaethornis yaruqui</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Phaethornis syrmatophorus</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Phaethornis longirostris</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Doryfera ludoviciae</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Androdon aequatorialis</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Heliangelus exortis</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Adelomyias melanogenys</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Metallura williami</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Haplophaedia aureliae</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Coeligena coeligena</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Coeligena wilsoni</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Coeligena torquata</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Ocreatus underwoodii</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Urochroa bougueri</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Urosticte benjamini</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Heliodoxa rubinoides</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Heliodoxa jacula</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Heliodoxa imperatrix</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Chlorostilbon melanorhyncus</i>	N - IP	Nect, InsSal
	<i>Thalurania colombica</i>	N - IP	Nect, InsSal

	<i>Amazilia franciae</i>	<i>N - IP</i>	<i>Nect, InsSal</i>
	<i>Amazilia rosenbergi</i>	<i>N - IP</i>	<i>Nect, InsSal</i>
Accipitridae	<i>Harpagus bidentatus</i>	<i>V</i>	<i>Caz</i>
Momotidae	<i>Electron platyrhynchum</i>	<i>IV</i>	<i>InsFG</i>
	<i>Momotus aequatorialis</i>	<i>IV</i>	<i>InsFG</i>
Bucconidae	<i>Nystalus radiatus</i>	<i>IV</i>	<i>InsFG</i>
	<i>Malacoptila panamensis</i>	<i>IV</i>	<i>InsFG</i>
	<i>Malacoptila mystacalis</i>	<i>IV</i>	<i>InsFG</i>
Picidae	<i>Campephilus pollens</i>	<i>IP</i>	<i>InsCor</i>
Thamnophiidae	<i>Taraba major</i>	<i>IP - IV</i>	<i>InsArbReb, InsFG</i>
	<i>Thamnophilus atrinucha</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Thamnophilus unicolor</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Dysithamnus mentalis</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Dysithamnus puncticeps</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Epinecrophylla fulviventris</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Myrmotherula pacifica</i>	<i>IP</i>	<i>InsArbReb</i>
	<i>Myrmotherula schisticolor</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Microrhopias quixensis</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Drymophila striaticeps</i>	<i>IP</i>	<i>InsArbReb</i>
	<i>Cercomacroides parkeri</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Poliocrania exsul</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsHor</i>
	<i>Sipia nigricauda</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsHor</i>
	<i>Hafferia zeledoni</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsHor</i>
	<i>Gymnopithys bicolor</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsHor</i>
	<i>Phaenostictus mcleannani</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsHor</i>
Conopophagidae	<i>Conopophaga castaneiceps</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
Grallaridae	<i>Grallaria squamigera</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Grallaria haplonota</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Grallaria ruficapilla</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Grallaria nuchalis</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Grallaria flavotincta</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Grallaria rufula</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Hylopezus dives</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Grallaricula flavirostris</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Grallaricula nana</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
Rhynocriptidae	<i>Acropternis orthonyx</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Myornis senilis</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Scytalopus latrans</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Scytalopus chocoensis</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Scytalopus vicini</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Scytalopus alvarezlopezi</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>

Anexos

Formicariidae	<i>Scytalopus spillmanni</i>	IP	InsSue
	<i>Scytalopus canus</i>	IP	InsSue
	<i>Formicarius rufipectus</i>	IP	InsSue
	<i>Chamaeza mollisima</i>	IP	InsSue
Furnariidae	<i>Dendrocincla tyrannina</i>	IP - IV	InsCor, InsFG
	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	IP - IV	InsCor, InsArbReb
	<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	IP	InsCor
	<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	IP - IV	InsCor, InsFG
	<i>Campyloramphus pusillus</i>	IP - IV	InsCor
	<i>Premnornis guttulifera</i>	IP	InsCor, InsArbReb
	<i>Syndactyla subalaris</i>	IP	InsSue, InsArbReb
	<i>Clibanornis rubiginosus</i>	IP	InsArbReb
	<i>Thripadectes ignobilis</i>	IP	InsArbReb, Ins
	<i>Thripadectes flammulatus</i>	IP - IV	InsArbReb, InsSue, InsFG
	<i>Thripadectes holostictus</i>	IP - IV	InsArbReb, InsSue, InsFG
	<i>Premnoplex brunnescens</i>	IP	InsCor, InsArReb
	<i>Helmayrea gularis</i>	IP	InsSue, InsArbReb
	<i>Synallaxis brachyura</i>	IP	InsSue, InsArbReb
	<i>Synallaxis azarae</i>	IP	InsSue, InsArbReb
Tyrannidae	<i>Pseudotriccus pelzeni</i>	IP	InsSal
	<i>Pseudotriccus ruficeps</i>	IP	InsSal
	<i>Mionectes striaticollis</i>	IP- F	InsSal, FArbSal
	<i>Mionectes olivaceus</i>	IP - F	InsSal, InsSal
	<i>Leptopogon superciliaris</i>	IP	InsSal
	<i>Leptopogon rufipectus</i>	IP	InsSal
	<i>Myiotriccus ornatus</i>	IP	InsSal
	<i>Myiornis atricapillus</i>	IP	InsSal
	<i>Lophotriccus pileatus</i>	IP - F	InsSal, InsSal
	<i>Hemitriccus granandensis</i>	IP	InsSal
	<i>Poecilatriccus ruficeps</i>	IP	InsSal
	<i>Todirostrum cinereum</i>	IP	InsSal, InsArbReb
	<i>Todirostrum nigriceps</i>	IP	InsSal, InsArbReb
	<i>Rhynchocynclus fulvipectus</i>	IP	InsSal
	<i>Platyrinchus mystaceus</i>	IP	InsSal
	<i>Myiophobus flavicans</i>	IP	InsSal
	<i>Myiophobus fasciatus</i>	IP	InsSal
	<i>Myiobius villosus</i>	IP	InsSal
	<i>Myiobius barbatus</i>	IP	InsSal
	<i>Myiobius atricaudus</i>	IP	InsSal
	<i>Nephelomyias pulcher</i>	IP	InsSal

	<i>Ochthoeca frontalis</i>	IP	InsSal
	<i>Ochthoeca diadema</i>	IP	InsSal
	<i>Ochthoeca cinnamomeiventris</i>	IP	InsSal
Cotingidae	<i>Pipreola arcuata</i>	F	FArbReb, FArbSal
	<i>Rupicola peruviana</i>	F	FArbReb, FArbSal
Pipridae	<i>Masius chrysopterus</i>	F	FArbSal
	<i>Cryptopipo holochlora</i>	F	FArbSal
	<i>Lepidothrix coronata</i>	F	FArbSal
	<i>Manacus vitellinus</i>	F	FArbSal
	<i>Machaeropterus deliciosus</i>	F	FArbSal
	<i>Machaeropterus regulus</i>	F	FArbSal
	<i>Dixiphia pipra</i>	F	FArbSal
	<i>Ceratopipra erythrocephala</i>	F	FArbSal
Tityridae	<i>Schiffornis veraepacis</i>	F - IP	FArbReb, InsArbReb
	<i>Pachyrampus versicolor</i>	IP - F	InsArbReb, FArbReb
Corvidae	<i>Cyanolyca pulchra</i>	IP - IV	InsCor, InsFG
Troglodytidae	<i>Microcerculus marginatus</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Troglodytes solstitialis</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Pheugopedius spadix</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Pheugopedius mystacallis</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Canthorchilus leucopogon</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Canthorchilus nigiricapillus</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Cinnycerthia unirufa</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Cinnycerthia olivascens</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Henicorhina leucosticta</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Henicorhina leucophrys</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Henicorhina negreti</i>	IP	InsArbReb, InsSue
	<i>Cyphorhinus thoracicus</i>	IP	InsSue
Poliopitilidae	<i>Microbates cinereiventris</i>	IP	InsArbReb, InsSue
Turdidae	<i>Myiadestes ralloides</i>	F - IP	FArbSal, InsSal
	<i>Catharus aurantiirostris</i>	F - IP	FSue, FArbReb, InsSue
	<i>Catharus fuscater</i>	F - IP	FSue, FArbReb, InsSue
	<i>Catharus ustulatus</i>	F - IP	FSue, FArbReb, InsSue
	<i>Turdus leucops</i>	F - IP	FSue, FArbReb, InsSue
	<i>Turdus obsoletus</i>	F - IP	FSue, FArbReb, InsSue
	<i>Turdus ignobilis</i>	IP - IV - F	InsSue, FArbReb, FSue
Thraupidae	<i>Catamblyrhynchus diadema</i>	IP - F	InsArbReb, FArbReb
	<i>Bangsia aureocincta</i>	F - IP	FArbReb, InsArbReb
	<i>Bangsia melanochlamys</i>	F - IP	FArbReb, InsArbReb
	<i>Iridosornis porphyrocephalus</i>	F - IP	FArbReb, InsArbReb
	<i>Iridosornis rufivertex</i>	F - IP	FArbReb, InsArbReb

Anexos

	<i>Haplospiza rustica</i>	<i>S - IP</i>	<i>SemGA, InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Tachyohonus delatrii</i>	<i>F - IP</i>	<i>FArbReb, InsArbReb</i>
	<i>Sporophila schistacea</i>	<i>S - IP</i>	<i>SemGA, InsArbReb</i>
	<i>Diglossa indigotica</i>	<i>F - N - IP</i>	<i>FArbReb, Nect, InsArbReb</i>
	<i>Hemispingus atropileus</i>	<i>F - IP</i>	<i>FArbReb, InsArbReb</i>
	<i>Hemispingus frontalis</i>	<i>F - IP</i>	<i>FArbReb, InsArbReb</i>
	<i>Mitrospingus cassini</i>	<i>F - IP</i>	<i>FArbReb, InsArbReb</i>
Emberizidae	<i>Chlorospingus flavigularis</i>	<i>F - IP</i>	<i>FArbReb, InsArbReb</i>
	<i>Chlorospingus flavopectus</i>	<i>F - IP</i>	<i>FArbReb, InsArbReb</i>
	<i>Arremon atricapillus</i>	<i>IP - F</i>	<i>FSue, InsSue</i>
	<i>Arremon assimilis</i>	<i>IP - F</i>	<i>FSue, InsSue</i>
	<i>Arremon aurantirostris</i>	<i>IP - F</i>	<i>FSue, InsSue</i>
	<i>Arremon brunneinucha</i>	<i>IP - F</i>	<i>FSue, InsSue</i>
	<i>Arremon castaneiceps</i>	<i>IP - F</i>	<i>InsArbReb, FArbReb</i>
	<i>Atlapetes albinucha</i>	<i>IP - F</i>	<i>InsArbReb, FArbReb</i>
	<i>Atlapetes tricolor</i>	<i>IP - F</i>	<i>InsArbReb, FArbReb</i>
	<i>Atlapetes schistaceus</i>	<i>IP - F</i>	<i>InsArbReb, FArbReb</i>
Cardinalidae	<i>Habia cristata</i>	<i>F - IP</i>	<i>FArbReb, InsArbReb</i>
	<i>Chlorothraupis stolzmanni</i>	<i>F - IP</i>	<i>FArbReb, InsArbReb</i>
	<i>Cyanoloxia cyanoides</i>	<i>F - S</i>	<i>FArbReb, SemFG</i>
Parulidae	<i>Parkesia noveboracensis</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Geothlypis philadelphia</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Myiothlypis luteoviridis</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Myiothlypis nigrocristata</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Myiothlypis fulvicauda</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue</i>
	<i>Myiothlypis chrysogaster</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Myiothlypis coronatus</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Basileuterus tristriatus</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
	<i>Cardellina canadensis</i>	<i>IP</i>	<i>InsSue, InsArbReb</i>
Icteridae	<i>Amblycercus holosericeus</i>	<i>IP - IV</i>	<i>InsSue, InsFG</i>
Fringillidae	<i>Euphonia xanthogaster</i>	<i>F - S</i>	<i>FArbReb, SemGA</i>